COUNTWAY LIBRARY
HC 4NQR N

BOSTON MEDICAL LIBRARY
PURCHASED FROM THE INCOME OF THE
SAMUEL WHEELER WYMAN
MEMORIAL FUND

Morphologische und physiologische
Analyse der Zelle
der Pflanzen und Tiere

Grundzüge unseres Wissens über den Bau der Zelle
und über dessen Beziehung zur Leistung der Zelle

Von

Dr. Arthur Meyer

o. ö. Professor der Botanik an der Universität Marburg

Erster Teil

Allgemeine Morphologie des Protoplasten.
Ergastische Gebilde. Zytoplasma.

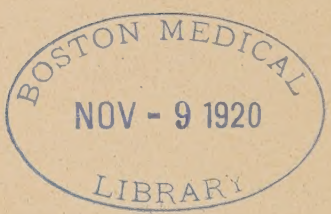
Mit 205 Abbildungen im Text

Jena
Verlag von Gustav Fischer
1920

2 Am. 122

1815 Hyl

Alle Rechte vorbehalten!



Druck der Fürstlich priv. Hofbuchdruckerei (F. Mitzlaff) Rudolstadt

Vorwort.

Die allgemeine Kenntnis der „einkernigen Zelle“, die wir durch Erforschung dieses einfachsten Organismus, durch den noch Leben möglich ist, von allen wissenschaftlichen Gesichtspunkten aus gewinnen, ist der Ausgangspunkt für das Verständnis der Lebenserscheinungen aller Organismenindividuen.

Eine sehr wichtige Grundlage für die Kenntnis der Zelle ist die mikroskopische Morphologie der Zelle, von welcher die Chemie der Formelemente der Zelle nicht getrennt werden kann, da wir es in der Zelle mit einer Maschine zu tun haben, für deren Leistung die stoffliche Beschaffenheit der Maschinenelemente von allergrößter Bedeutung ist.

So behandle ich in diesem Buche Morphologie und Stoffkunde der Zelle in enger Verbindung.

Ich nenne meine Arbeit eine Analyse der Zelle, denn sie sucht die mikroskopisch erkennbaren Bestandteile der Zelle ihrer allgemeinen Bedeutung für die Lebenserscheinungen nach zu sichten und zu ordnen und ebenso die Stoffe, welche die Protoplasten zusammensetzen, ihrer chemischen, physikalischen und biologischen Natur und Bedeutung nach zu erforschen und zu bewerten.

Ich habe bei der morphologischen Analyse der Zelle nicht da Halt gemacht, wo uns das Mikroskop bei Erforschung der Struktur nicht mehr dienen kann, also da, wo die Organe des Protoplasten sich als optisch homogen erweisen, denn es zeigte sich, daß dort eine besonders wichtige Aufgabe für die Zellmorphologie beginnt.

Wir werden dort auf Stoffsysteme eigentümlicher Art hingewiesen, welche ich Vitüle nenne. Die Erforschung des Baues dieser Systeme ist meines Erachtens ein wichtiges Problem der Biologie. Die Aufgabe ist im allgemeinen derjenigen ähnlich, welche dem Chemiker in der Erforschung der Struktur der Moleküle gestellt ist, nur muß sie im einzelnen auf ganz anderen, viel mühsameren Wegen zu lösen versucht werden. Aber die ungemein viel größere Schwierigkeit der Erforschung darf uns von dem Versuch nicht abhalten, auf allen nur möglichen wissenschaftlichen Wegen ein Strukturbild der Vitüle zu schaffen, auf dessen Grundlage wir die Reaktionsweise der Zelle sowie der aus Zellen zusammengesetzten Individuen übersehen können. Wir müssen selbstverständlich dabei zuerst allgemeine Fragen, z. B. die Fragen: Ist das System aus „Mionen“, welches wir erforschen wollen, starr oder in steter Bewegung begriffen, vermehrt es sich durch Teilung oder entstehen

unter seinem Einfluß neue Tochtersysteme? ins Auge fassen und von diesen aus erst zu spezielleren Fragen übergehen.

Die Hauptaufgabe fällt dabei der Vererbungslehre, Reizphysiologie und Ernährungsphysiologie zu, aber auch die Psychologie darf ihre Mitarbeit nicht versagen.

An der Hand der mikroskopischen, ultramikroskopischen, chemischen und vitülistischen Morphologie können wir dann auch an eine „Erklärung“ der Lebenserscheinungen herantreten. So fordert z. B. der Prozeß der Kohlenstoffassimilation eine Erklärung. Die Protoplasten der Zellen, welche die Kohlenstoffassimilation durchführen, haben uns schon als wirksame, mikroskopisch erkennbare Bestandteile der Zelle, welche die Kohlenstoffassimilation durchführen, die optisch homogenen Autoplasten enthüllt, und es bleibt uns nun die Aufgabe der Festlegung der Besonderheiten der Struktur der Autoplastenvitüle übrig, welche uns dann unter Mitberücksichtigung der Chemie des Protoplasten die Erklärung für den Assimilationsprozeß ermöglichen könnte, um welche sich die Chemiker allein vergeblich bemühen würden.

Auch bei der Erklärung des Bewußtseins, welches unter den psychischen Eigenschaften der letzte Grund für alle Unterschiede zwischen Tier und Pflanze ist, ist es unsere Aufgabe, zuerst die mikroskopische Struktur der Ganglienzellen-Protoplasten der Großhirnrinde mit Rücksicht auf die Bewußtseinsfrage zu untersuchen und darauf das Strukturbild der Vitüle der für das Bewußtsein in Betracht kommenden Teile des Protoplasten in einer die Bewußtseinserscheinungen berücksichtigenden Weise zu modeln. Es müßten sich dann partielle Eigenschaften der Vitülstruktur ergeben, die bei den Vitülen der Pflanzenzelle nicht vorkämen.

Man wird schon aus dem Gesagten, besser beim Studium des Buches, erkennen, daß meine Vitülhypothese, die ich für ausgezeichnet heuristisch halte, nichts vitalistisches enthält, daß sie rein materialistisch gedacht ist. Vitüle sind wie Moleküle physikalisch erforschbare Gebilde, beide spielen eine Rolle in der Zelle, weshalb die Chemie, welche sich nur mit Molekülen und Atomen beschäftigt, zur Erklärung der Lebenserscheinungen nicht ausreicht.

Wenn ich es als Botaniker wagte, von diesen Gesichtspunkten aus eine Analyse der Zelle der Pflanzen und Tiere zu geben, so tat ich es unter dem Zwang der Erkenntnis, daß das Wesen der Zelle nicht genügend erschlossen werden kann, wenn wir nicht die Erfahrung der Erforscher beider Organismenstämme benutzen.

Ich hege die Hoffnung, daß durch dieses Vorgehen nicht nur die Botaniker, sondern auch die Zoologen und Anatomen durch Klärung und Richtigstellung vieler Deutungen der mikroskopischen Bilder Vorteil haben. Vorzüglich hoffe ich auch, die Anschauungen der Erforscher der tierischen Zelle, die meist nur auf der Kenntnis der fixierten und gefärbten Zellen beruhen, durch die vorzüglich auf Grundlage der lebenden Pflanzenzelle gewonnenen Auffassungen günstig beeinflussen zu können, so daß ihre Arbeit der Wissenschaft noch nützlicher werden kann, als sie es bisher schon war.

In diesem ersten Teil des Buches ist außer allgemeinen Erörterungen über Chemie und Morphologie des Protoplasten zuerst die Analyse der wichtigsten ergastischen Gebilde der Pflanzenzelle und der genauer untersuchten ergastischen Gebilde der tierischen Zelle enthalten. Von den Organen des Protoplasten ist dort in abschließender Weise das normale Zytoplasma behandelt worden. In dem ersten Abschnitt des zweiten Teiles des Buches werden die metabolen Veränderungen des Zytoplasmas und die alloplasmatischen Gebilde, welche durch Umgestaltung des Zytoplasmas entstehen, im zweiten Abschnitt des zweiten Teiles, Trophoplasten und Zellkerne, behandelt werden.

Leider konnten in diesem ersten Teil des Buches die während des Krieges im Ausland erschienenen Arbeiten meist nicht berücksichtigt werden. Der Krieg schloß uns von allen Forschern ab, welche mit uns an der Lösung solcher biologischen Fragen arbeiten, deren Klärung in letzter Linie jedem Individuum aller Völker zugute kommen kann. Ich richte an die Gelehrten des Auslandes die Bitte, mich durch Zusendung von Sonderabdrucken ihrer Arbeiten zu unterstützen.

Professor Dr. Arthur Meyer,
Botanisches Institut Marburg.

MEINER FRAU
MARIANNE

Kapitelüberschriften.

Seite

Vorwort.

I. Die Zelle als Maschine 1

II. Der Protoplast als Flüssigkeit 5

III. Der Protoplast als wässerige Lösung 13

IV. Die nackte Zelle als Emulsion, Suspension, kolloide Lösung, molekulardisperse Lösung und einfache Flüssigkeit . . 17

V. Die Einteilung der mikroskopisch sichtbaren Formelemente der Zelle auf Grund ihrer Bedeutung für die Leistung der Zellmaschine und auf Grund ihrer Ontogenese . . 29

VI. Die ergastischen Einschlüsse des Protoplasten 34

1. Die ergastischen Einschlüsse 34

2. Die Eiweißante 46

3. Kristallinische und gallertartige oder zähflüssige Kohlehydratante 245

4. Die flüssigen und festen Fettante 273

5. Abfallante oder Sekretante 307

6. Die Zellsaftante 384

VII. Das Zytoplasma 404

1. Einleitung 404

2. Das Zytoplasma eine optisch (mikroskopisch und ultramikroskopisch) homogene kolloide Lösung 406

3. Das Zytoplasma eine physiologisch homogene Flüssigkeit 421

4. Die ergastischen Organstoffe des Zytoplasmas und der übrigen Organe des Protoplasten 438

5. Der amikroskopische Bau des Zytoplasmas und der Begriff des Vitüls 450

6. Die Struktur des gehärteten und gefärbten Zytoplasmas 463

7. Einiges über Fixierung des gröberen Baues der Zelle 470

8. Die Färbung des Protoplasten und der ergastischen Gebilde der lebenden Zelle 473

9. Färberischer, mikrochemischer und makrochemischer Nachweis der in der Zelle vorkommenden Eiweißkörper 481

10. Die Plasmabrücken 519

Inhalt der Kapitel.

Seite

I. Die Zelle als Maschine 1

Eigenschaften der durch Menschen erbauten Maschinen 1
Alle Eigenschaften der Maschine finden sich bei der Zelle wieder . . . 2

II. Der Protoplast als Flüssigkeit 5

Definition des Begriffes Flüssigkeit 5
Das Zytoplasma als Flüssigkeit 6
Der Zellkern als Flüssigkeit 10
Die Trophoplasten als Flüssigkeit 10

III. Der Protoplast als wässerige Lösung 13

Der Bau der Zelle mit Bezug auf die Lagerung des Wassers in der Zelle 13
Wassergehalt der Gewebe 14
Wassergehalt der lufttrocknen und getrockneten Zelle 14
Verteilung des Wassers auf die verschiedenen Bestandteile der lufttrocknen Zelle 15
Wassergehalt des Protoplasten der arbeitenden Zelle 16
Zytoplasma, Kern und Trophoplasten sind wässerige Lösungen 16

IV. Die nackte Zelle als Emulsion, Suspension, kolloide Lösung, molekulardisperse Lösung und einfache Flüssigkeit . . . 17

Die Dispersitätsverhältnisse der Flüssigkeiten 17
Mikroskopisch, ultramikroskopisch, submikroskopisch, amikroskopisch . 18
Lyosole 18
Sole oder kolloide Lösungen 18
Gele und Gallerten 21
Struktur der Hydrogallerten 21
Trichiten-Gallerten 23
Amylosegallerten 24
Die nackte Zelle als disperses System 24
Emulsionsstruktur der nackten Zelle 25
Schaumstruktur 25
Bütschli's Angaben über Schaumstruktur 26

V. Die Einteilung der mikroskopisch sichtbaren Formelemente der Zelle auf Grundlage ihrer Bedeutung für die Leistung der Zellmaschine und auf Grundlage ihrer Ontogenese . . . 29

Die ergastischen Gebilde 30
Der Protoplast 31
Das Zytoplasma 32
Die Trophoplasten oder Chromatophoren 32
Der Zellkern 32
Die alloplasmatischen Gebilde 32
Das Schema des Zellbaues 32
Ableitung des Bildes „der Zelle“ 33

Seite

VI. Die ergastischen Einschlüsse des Protoplasten 34

VI. 1. Die ergastischen Einschlüsse 34

Beschränkung auf eine Auswahl von ergastischen Gebilden . 34
Definition des Begriffes Ant 34
Woran erkennt man die ergastischen Gebilde 34
Entstehung der ergastischen Ante 35
Definition der Begriffe Vakuole und Höhlchen 35
Unrichtige Anschauungen über die ergastischen Einschlüsse . . 36
Die physikalische Beschaffenheit der ergastischen Ante 37
Die Lipoide und Öltropfen 38
Chemische Zusammensetzung der ergastischen Ante 39
Ordnung der ergastischen Ante nach chemischer Zusammensetzung und optischen Eigenschaften 40
Ordnung der ergastischen Ante vom physiologischen Standpunkt 40
Ordnung der ergastischen Ante vom ökologischen Standpunkt 41
Ordnung der ergastischen Ante vom topographischen Standpunkt 41
Einflüsse, welche die Gestalt der ergastischen Ante beherrschen 41
Die Abkapselung der ergastischen Ante 45

VI. 2. Die Eiweißante 46

A. Allgemeines über die Eiweißante der Pflanzenzelle 46
B. Die Eiweißkristalle des Protoplasten 48
a) Allgemeines über die Eiweißkristalle der Pflanzenzelle . . . 48
Etwas über die künstlichen Eiweißkristalle, mit eigenen Untersuchungen 48
Vorkommen der Eiweißkristalle in den verschiedenen Sippen des Pflanzenreichs, in den Geweben und im Protoplasten. 54
Makro- und Mikrochemie der Eiweißkristalle des Protoplasten; Makrochemie der Kristalle von Bertholletia . 59
Färbungsverfahren für Eiweißkristalle 64
Kristallographisches über die Eiweißkristalle des Protoplasten 68
Die biologische Bedeutung der Eiweißkristalle des Protoplasten 79
b) Literatur über Eiweißkristalle und Monographien einzelner Eiweißkristalle der Pflanzenzelle 83
α) Die Eiweißkristalle der Angiospermen 83
Schriftenverzeichnis für die Eiweißkristalle des Zytoplasmas 83
Die Eiweißkristalle der Kladodien von Phyllocactus phyllanthoides und ihre Abkapselung. Eigene Untersuchung 84
Schriftenverzeichnis für die Eiweißkristalle der Zellkerne der Angiospermen 87
Die Eiweißkristalle der Zellkerne von Campanula trachelium. Eigene Untersuchung 88
Schriftenverzeichnis über die Eiweißkristalle der Trophoplasten; Darstellung der Kontroverse über die ergastische und alloplasmatische Natur der Eiweißkristalle der Trophoplasten 92
Beispiele für die Eiweißkristalle derTrophoplasten der Angiospermen 97
β) Schriftenverzeichnis über die Eiweißkristalle der Gymnospermen 99
γ) Angaben über die Eiweißkristalle der Pteridophyten . . 99
δ) Angaben über die Eiweißkristalle der Bryophyten . . . 99
ε) Historisches und Literatur über die Eiweißkristalle der Algen 100
Die Eiweißkristalle der Trophoplasten der Algen . . . 100
Die Eiweißkristalle des Zytoplasmas 101
Die Eiweißkristalle von Bryopsis 101
Die Eiweißante der Zyanophyzeen. 102

Seite

ζ) Angaben über die Eiweißkristalle der Pilze 102
c) Allgemeines über die Eiweißkristalle der tierischen Zellen . 103
Tabelle über die Eiweißkristalle bei Protozoen und Metazoen, mit Angabe der Organe des Tieres und der Zelle, Untersuchungsmethoden und Schriftenverzeichnis 104
C. Die nicht kristallinischen ergastischen Eiweißsante des Zytoplasmas und der Trophoplasten 111
a) Die nicht kristallinischen Eiweißsante der Trophoplasten . . 111
Die Eiweißsante der Leukoplasten in den Epidermiszellen von Tradescantia discolor; mit eigenen Beobachtungen 112
b) Die nicht kristallinischen Eiweißsante des Zytoplasmas . . . 114
α) Die Allinante der Pflanzen 114
Allgemeines über die Allinante 114
Beispiele für die Allinante der Pflanzen als Grundlage für die in dem vorigen Kapitel gemachten Ausführungen 114
Die Allinante der Monokotyledonen 121
Die Allinante von Tradescantia; mit eigenen Beobachtungen 121
Die Allinante von Asparagus officinalis 122
Die Allinante des Zytoplasmas der oberseitigen Epidermis der Speicherschuppen der Zwiebel von Allium cepa; eigene Beobachtungen 123
Die Allinante von Polygonatum latifolium; eigene Untersuchung 133
Die Allinante der Dikotyledonen 134
Die Allinante des Zytoplasmas von Mesembryanthemum linguiforme; eigene Untersuchung 134
Die Allinante der Moose 137
Mnium cuspidatum, Anthoceros Husnoti . . . . . .
Die Allinante des Protonemas von Polytrichum commune; eigene Untersuchung 139
Kritische Besprechung der wichtigsten Schriften über Allinante und „Chondriosomen" der Pflanzen . . . 140
Sind die Allinante der Pflanze den Chondriosomen der Metazoen und Protozoen stofflich und biologisch analoge Gebilde? 150
β) Die größeren, optisch homogenen oder inhomogenen Eiweißsante des Zytoplasmas pflanzlicher und tierischer Eier und die nicht kristallinischen größeren Eiweißsante des Zytoplasmas der Leberzellen 170
γ) Die Aleuronkörner, gemischte Eiweißsante, die eingetrockneten Zellsaftante der Samen der Gymnospermen und Angiospermen 173
c) Die Volutinante des Zytoplasmas und der Trophoplasten . 181
D. Die nicht kristallinischen ergastischen Eiweißsante des Zellkerns 189
a) Die Nukleolen der Pflanze 189
α) Allgemeines über die Nukleolen der Pflanze 189
Literatur 189
Definition 189
Vorkommen in den Pflanzengruppen 189
Lage im Kern 191
Physikalische Beschaffenheit, Struktur 192
Zahl 194
Größe 196
Gestalt 196
Teilung 198
Verschmelzung 199
Lösung 205
Chemie 208
Färbung 211
Verhalten bei Kernteilung 212
Biologische Bedeutung 215

Seite

β) Einiges über die Nukleolen der Kerne von Allium cepa; eigene Beobachtungen 218
b) Die Nukleolen der Tiere 225
α) Allgemeines über die Nukleolen der Tiere 225
Literatur 225
Definition 225
Vorkommen in den Sippen der Tiere 227
Lage im Kern 228
Physikalische Beschaffenheit 229
Zahl und Größe 233
Gestalt 235
Teilung 237
Verschmelzung 237
Ausstoßung der Nukleolen aus ruhenden Kernen . . . 238
Lösung 241
Chemie 241
Verhalten bei der Kernteilung 242
Biologische Bedeutung 243

VI. 3. Kristallinische und gallertartige oder zähflüssige kolloidale Kohlehydratante 245
A. Die Stärkekörner der Pflanze 245
a) Die Stärkekörner der Angiospermen 245
Vorkommen im Pflanzenreich 245
Vorkommen in der Zelle 246
Makrochemie der Stärkekörner 246
Mikrochemie der Stärkekörner 250
Sogenannte künstliche Stärkekörner 253
Der Bau der Stärkekörner 254
Einkapselung der Stärkekörner durch das Zytoplasma . . 259
b) Die Stärkekörner der Florideen 259

B. Die gallertförmigen und homogen-zähflüssigen kolloidalen Glykogenante der Pflanzenzelle 261
Makrochemie und physikalische Eigenschaften des Glykogens 262
Mikrochemisches 262
Vorkommen des Glykogens in der Zelle 264
Vorkommen des Glykogens im Pflanzenreich 265

C. Das Glykogen der tierischen Zelle und die Stärkekörner der Gregarinen 266
a) Das Glykogen 266
Makrochemie des tierischen Glykogens 266
Fixierung und Behandlung des Materials, in dem Glykogen in Form und Lage erhalten und nachgewiesen werden soll 266
Die Färbung der fixierten Glykogenante in Schnitten . . 267
Form und Lage des Glykogens in tierischen Zellen . . . 267
Das Vorkommen des Glykogens im Tierreich 267
b) Die Gregarinenstärkekörner 270
Das Vorkommen der Gregarinenstärkekörner bei Ziliaten und Rhizopoden 272

VI. 4. Die flüssigen und festen Fettante 273
A. Chemie der Fettante 273
a) Makrochemie der Fettante 273
Fettante der Samen der Angiospermen und Gymnospermen 273
Die Fettante des Perikarps der Angiospermen 275
Die Fettante des Wurzelparenchyms der Angiospermen . 275
Die Fettante des Rhizomparenchyms der Angiospermen . 275
Die Fettante der Laubblätter der Angiospermen 275
Die Fettante der Pteridophyten 275
Die Fettante der Bryophyten 275
Die Fettante der Pilze und Bakterien 275
Die Fettante der Metazoen 275

Seite

b) Mikrochemie der Fettante 276
Mikrochemische Eigenschaften der im wesentlichen aus Neutralfetten bestehenden Ante 276
Reagentien und Reaktionen 276
Der sichere mikrochemische Nachweis der Fettante . . . 280

B. Die Fettante der Pflanzen 281
a) Allgemeines über die Fettante der Pflanzen 281
Fettante sind mit Sicherheit nur im Zytoplasma gefunden 281
Fettante der Trophoplasten 281
Die flüssige Natur der Fettante 281
Die Fettröpfchen der Samen 282
Die Fettröpfchen der Wurzelknollen von Cyperus 283
Fettröpfchen in Zellen mit dünnem Zytoplasma-Wandbelag 284
Fettröpfchen der Laubblattanlagen von Tilia 284
Elaioplasten (optisch inhomogene, gemischte Fettante) . . 285
Fettante der Gymnospermen und Pteridophyten. 286
Fettante der Moose. 287
Fettante der Algen 287
Fettante der Zyanophyzeen 289
Fettante der Pilze und Bakterien 289
Fettante der Protozoen 292
b) Selbstuntersuchte Beispiele für die Eigenschaften der Fettante der Pflanzen und ihre Lage im Protoplasten 292
Optisch homogene flüssige Fettante der Angiospermen 292
Fettführende Samen 292
Fett und Stärke führende Samen 293
Fettfreie, stärkereiche Samen 293
Zwiebelschuppen 293
Mesophyll der Laubblätter 293
Achsenparenchym 294
Wurzeln 296
Feste, homogene Fettante der Angiospermen 296
Optisch inhomogene, gemischte Fettante (Elaioplasten) . . 297
Pteridophyten 298
Moose 299
Algen 299

C. Die Fettante des Zytoplasmas der Metazoen 299
Die Öltropfen der Metazoen 299
Die Fettante der Fettzellen 301
Ökologische Fettante 305
Fettante der Milchdrüsenzellen. 306
Fettante der Bürzeldrüsenzellen 307
Fettante der Drüsenzellen der Haarbalgdrüsen des Schafes 307

VI. 5. Abfallante oder Sekretante 307

A. Definition und Allgemeines. 307
Die Begriffe Sekret und Exkret 307
Meine Nomenklatur, Abfallstoff, Sekret, Abfallant, Sekretant 309
Drüsenzellen 310
Verlagerung der Abfallstoffe 312
Abkapselung der Abfallstoffe 312
Kalziumoxalat und seine Beziehung zur Assimilation . . . 312

B. Abfallante der Pflanzen 313
a) Abfallante der Trophoplasten 313
Das Assimilationssekret oder Autoplastensekret 313
Verhalten der Assimilationssekrettropfen während des Heranwachsens, der Lebenshöhe und dem Vergilbungsprozeß normal assimilierender Chloroplasten von Tropaeolum majus. Eigene Untersuchung 314
Das Assimilationssekret von Funkia Sieboldiana. Eigene Untersuchung. 316
Das Autoplastensekret der Pteridophyten 319

Seite

Das Autoplastensekret der Laubmoose 319
Verhalten des in den Chloroplasten ausgeschiedenen Assimilationssekretes beim Verdunkeln erwachsener Laubblätter 320
Das Vorkommen des Assimilationssekretes im Pflanzenreich 320
Die chemische Zusammensetzung des Assimilationssekretes 322
Makrochemie des Assimilationssekretes 322
Die biologische Bedeutung des Assimilationssekretes . . . 323
b) Abfallante des Zytoplasmas 324
α) Das Mesekret oder Mesophyllsekret 324
Definition 325
Verzeichnis der auf Mesekret untersuchten Pflanzen. . 325
Vorkommen in den verschiedenen Geweben 328
Entstehung der Mesekrettropfen 329
Einmal gebildete Mesekrettropfen werden nicht wieder gelöst 330
Einfluß der Verdunkelung 330
Die Lage der Mesekrettropfen im Protoplasten 330
Mikrochemie der Mesekrettropfen 331
Biologische Bedeutung 333
Zusammenhang zwischen Autoplasten- und Mesekret . 333
Einige eigene Untersuchungen über Mesekret 334
Das Mesekret von Ilex aquifolium 334
Das Mesekret von Sambucus nigra 338
Entwicklung der Mesekrettropfen und Abhängigkeit der Bildung des Mesekretes von der Beleuchtung in Laubblättern bei Camellia japonica 339
β) Schutzsekretante der Sekretzellen der Angiospermen . . 341
Definition 341
Vorkommen in den Familien der Angiospermen . . . 341
Verkorkung der Membran 342
Abkapselung durch Hüllmembran 342
Mikrochemie der Hüllhäutchen 343
Der Protoplast der Schutzsekretzelle 344
Chemie der Schutzsekretante 345
Schutzsekret von Laurus nobilis, Cinnamomum ceylanicum, Valeriana officinalis, Curcuma longa, Exogonium purga 346
γ) Die Sekretante oder Ölkörper der Lebermoose 350
Vorkommen 351
Die Ölkörper sind Ante einer Emulsion 351
Chemie 351
Das Dispersionsmittel der Emulsion 352
Die angebliche Hülle der Ölkörper; die Ölkörper liegen im Zytoplasma 352
Die Entwicklung der Sekretante 353
Ökologische Bedeutung 354
Die Ölkörper des Blattes von Mastigobryum trilobatum; eigene Untersuchung 354
Bau und Chemie der Ölkörper 356
δ) Die Kalziumoxalatkristalle des Zytoplasmas 360
Chemie 360
Kristallographisches 360
Vorkommen der Kalziumoxalatkristalle im Pflanzenreich 362
Physiologisches und Ökologisches über Kalziumoxalatkristalle 363
Über Wachstum und Lagerung der Kalziumoxalatkristalle 365
Oxalatkristalle, welche direkt vom Zytoplasma umhüllt sind 366
Die Drusen führenden Oxalatzellen des Blattstiels von Rheum; eigene Untersuchung 367
Die Kristallsand führenden Oxalatzellen des Markes von Sambucus; eigene Untersuchung 369

Seite

Die scheinbar im Zellsaft wachsenden Kalziumoxalatkristalle von Tradescantia discolor; eigene Untersuchung 370
Die Zellen des Markes von Stachys germanica; eigene Untersuchung 373
Entwicklung und Bau der Raphidenzellen 375
Die Raphidenzellen von Anthericum ramosum; eigene Untersuchung 377
Die Kristallzellen 379
Im Alter der Sekretzellen durch Kohlehydrathüllen abgekapselte Kristalle 380
Die Drusen führenden Oxalatzellen des Achsenperidroms von Raphidophora decursiva Scott 381
C. Tierische Abfallante 382
a) Die Sterinante 382
Die Sterinante sind Abfallante 382
Vorkommen 383
Eigenschaften 383
VI. 6. Die Zellsaftante 384
A. Die Zellsaftante der Pflanzen 384
Definition 384
a) Optisch homogene Zellsaftante einkerniger Zellen 385
Die Neubildung 385
Die Teilung 386
Die Verschmelzung 388
Gestalt 388
Verhältnisse, welche die Gestalt des zentralen Zellsaftantes bedingen 388
Chemische Zusammensetzung 390
Regeln für das Zusammenvorkommen der Substanzen . . . 392
Verlagerung der in den Zellsaftanten vorkommenden Stoffe 393
Die Gesamtzusammensetzung 394
b) Optisch inhomogene Zellsaftante und Zellsaftmassen 394
Zellsäfte mit vereinzelten Einschlüssen 394
Milchzellsäfte 394
Bau der Milchröhren 395
Chemische Zusammensetzung der Milchsäfte 395
Zusammensetzung des Dispersionsmittels 396
Zusammensetzung der Emulsionsante 396
Emulsionsante von Ficus elastica; eigene Untersuchung . . . 398
c) Bedeutung des Zellsaftes 399
B. Zellsaftante der Tiere 401
Bedeutung des Zellsaftes 401
Vorkommen von dem Zellsaft der Pflanzen ähnlichen Einschlüssen in den Protoplasten der Metazoen 401
Chordazellen 402
Schleimante der Schleimdrüsenzellen 403

VII. Das Zytoplasma 404
VII. 1. Einleitung 404
Zusammenfassung der in den folgenden Abschnitten dieses Kapitels behandelten Eigenschaften des Zytoplasmas 405
Die Bedeutung des Zytoplasmas 405
Bedeutung des Zytoplasmas für Vererbung und Befruchtung . . 405
VII. 2. Das Zytoplasma eine optisch (mikroskopisch und ultramikroskopisch) homogene, kolloide Lösung 406
Bütschlis Wabenstruktur 409
Die Mikrosomen 414
Das Zytoplasma der Bazillusarten 415
Das Zytoplasma von Tradescantia virginica; eigene Untersuchung 417

Seite

Die Zellen der Haare nicht ganz erwachsener Internodien von Cucurbita pepo; eigene Untersuchung 417
Das Zytoplasma der Tiere und Pflanzen ist optisch homogen . 419
Das Zytoplasma besitzt Eigenschaften einer kolloidalen Lösung 421

VII. 3. Das Zytoplasma eine physiologisch homogene Flüssigkeit 421
Verschiedene Dichte der kolloidalen Lösung an verschiedenen Stellen des Zytoplasmas 421
Verschiebbarkeit der kleinsten Teilchen 422
Das Zytoplasma kann ohne Schaden für alle Leistungen des Protoplasten an jeder Stelle durchlöchert werden 422
Resultate der Zentrifugalversuche, welche zeigen, daß das Zytoplasma von Fremdkörpern durchfurcht werden und in unregelmäßiger Weise durchmischt werden kann 424
Spirogyra; eigene Beobachtnug 427
Cladophora; eigene Beobachtung 431
Umlagerung fester Körper durch Drehung der Zelle 433
Die Beobachtungen Grubers an Clymacostomum 434
Zerschneiden des Zytoplasmas 435

VII. 4. Die ergastischen Organstoffe des Zytoplasmas und der übrigen Organe des Protoplasten . . 438
Die Stoffe der ergastischen Gebilde sind auch in der homogenen Substanz der Organe des Protoplasten enthalten 438
Die Gruppen des chemischen Systems, aus denen Verbindungen in den ergastischen Gebilden und demnach auch in der homogenen Organsubstanz des Protoplasten vorkommen 439
„Ergastische Organstoffe“ nennen wir die chemischen Verbindungen der ergastischen Gebilde, wenn sie in der optisch homogenen Organsubstanz gelöst sind 440
Die Eiweißstoffe als ergastische Organstoffe 440
Schriften über die Bedeutung der Eiweißstoffe: Hanstein 1880, Pflüger, Dettmer 1880, Alfr. Fischer 1894, O. Loew 1906, Straßburger 1913, Botazzi 1910—1912, O. Hertwig 1912, Kossel 1913, 1891, Schäfer 1913, Hugo de Vries 1889 440
Es liegt kein Beweis für die Beteiligung der Eiweißkörper am Aufbau der vererbbaren Struktur des Protoplasten vor 441
Die Frage nach der ergastischen Natur der in der homogenen Organsubstanz vorkommenden Nukleoproteide 443
Schriften dazu: Kossel 1913, Arth. Meyer 1904, Lilienfeld, Halliburton 1892, Masing 1910, Kossel 1882, Zacharias 1910 . . . 445
Es liegt kein Beweis für die Beteiligung der Nukleinsäureverbindungen am Aufbau der lebenden Substanz vor 447
Das ergastische Organeiweiß der Chloroplasten 449

VII. 5. Der amikroskopische Bau des Zytoplasmas und der Begriff des Vitüls 450
Der Protoplast eine äußerst komplizierte Maschine von sehr stabiler Natur 450
Das Zytoplasma eine wässerige Lösung von Vitülen und ergastischen Stoffen 451
Zytoplasma-, Trophoplasten- und Kernvitüle arbeiten unter Beihilfe der ergastischen Stoffe in der Zellmaschine zusammen, welche in ihrer Gesamtheit die Lebenserscheinungen erzeugt . 452
Die Vitüle müssen ungemein kleine und kompliziert gebaute Gebilde sein 452
Die Mionenhypothese 452
Die Mionen sind viel kleinere Gebilde als die Elektronen . . . 452
Die durch die Mionen bedingten Energieformen 453
Die vitülogenen Stoffe 453
Das Freiwerden von Energie bei der Bildung der vitülogenen Substanzen 454
Energiespeicherung bei der Bildung der Mionen 454

Seite

Die vitülogenen Stoffe der Palisadenzellen absterbender Laubblätter 455
Die Erforschung der Konstitution der Vitüle 456
Andere Hypothesen: Spenzer, Haeckel, de Vries, Weismann, Wiesner, Hatschek, Verworn, Heidenhain 461

VII. 6. Die Struktur des gehärteten und gefärbten Zytoplasmas 463
Gut fixiertes und gehärtetes Zytoplasma erscheint so homogen wie lebendes 463
Zytoplasmafäden der Staubfadenhaare von Tradescantia; eigene Untersuchung 464
Pseudopodien von Amoeba proteus 464
Wirkung von Os, Ir, Pt, Au, Hg, Tl, Pb auf homogenes Zytoplasma; eigene Untersuchung 465
Plasmabrücken von Volvox und die Fixierungsmittel 466
Wirkung saurer Fixierungsmittel auf homogenes Zytoplasma . . 467
Wirkung der Fixierungsmittel auf Zytoplasma + ergastische Gebilde 468
Verhalten von Lösungen der Eiweißstoffe gegen Fixierungsmittel 469

VII. 7. Einiges über Fixierung des gröberen Baues der Zelle 470
Methoden zur Entscheidung des Wertes eines Fixierungsmittels zur Fixierung des gröberen Baues des Protoplasten 470
Versuche von Flemming, Burghardt, Telyesniczky, Wasielewski, Lundegardh 471

VII. 8. Die Färbung des Protoplasten und der ergastischen Gebilde der lebenden Zelle 473
Begriff der Vitalfärbung 474
Eindringen der Farbstoffe 474
Normaler und kranker Zustand der „noch lebenden" Protoplasten 475
Tabelle von Ruhland über vom Zytoplasma aufnehmbare und nicht aufnehmbare Farbstoffe 476
Giftigkeit der Farbstoffe 477
Lebendes Zytoplasma speichert keinen Farbstoff 478
Ergastische Gebilde speichern Farbstoff in der lebenden Zelle . 478
Färbung des Kernes in der noch lebenden Zelle 479
Verhalten des Nukleolus 479
Färbung des Kernes, des Chromatins und Kernsaftes 480
Die Zelle, deren Kern gefärbt wird, ist wahrscheinlich krank . . 481

VII. 9. Färberischer, mikrochemischer und makrochemischer Nachweis der in der Zelle vorkommenden Eiweißkörper 481
A. Untersuchung der Zelle auf Eiweißkörper mittels Farbstoffen 481
Die Färbungsmethoden dienen in erster Linie zur Verdeutlichung der Gebilde der Zellen in Schnitten 481
Verwendbarkeit der Farbstoffe zum mikroskopischen Nachweis der Eiweißstoffe 482
Theoretisches über Färbung 482
Die Methoden des Aufsuchens von Färbungsreaktionen auf Eiweißstoffe, welche für die Protoplastenchemie brauchbar sein sollen 483
Die in der Literatur vorliegenden Angaben über Färbungsreaktionen der Eiweißkörper 484
Acidophilie und Oxyphilie 487
Aufgabe: Untersuchung des Verhaltens von ergastischen Gebilden, welche ihrer Zusammensetzung nach bekannt sind, bei den in der mikroskopischen Technik gebräuchlichen Färbeverfahren 487
B. Mikrochemische Untersuchung der Zelle auf Eiweißkörper . . 487
Sind im Zytoplasma und den Trophoplasten Eiweißstoffe enthalten? 488

Seite

Wieweit sind die Eiweißstoffe der Zelle mikrochemisch zu bestimmen? 491
Einteilung der Eiweißstoffe in Gruppen und die Gruppenreaktionen 491
Mikrochemische Gruppenreaktionen 493
Arbeiten von Zacharias über die Eiweiß-Mikrochemie der Zelle 495
Resultate von Zacharias für Zytoplasma und Trophoplasten 499
Begriff des Plastins bei Zacharias 500
Das Nuklein Mischers 500
Begriff des Kernnukleins bei Zacharias 503

C. Makrochemische Untersuchung des Protoplasten 504
Analyse einer ganzen, nackten Zelle durch Reinke und Rodewald 505
Analyse der ganzen Zelle von Paramaecium caudatum durch Sosnowski 508
Analyse der ganzen Zelle von Noctiluca miliaris durch Emmerling 508
Analyse der ganzen Zelle der Leukozyten des Thymus durch Lilienfeld 508
Analyse der alloplasmatischen Geißeln der Spermatozoiden des Lachses durch Miescher 509
Analyse der nukleolenhaltigen Kerne der Leukozyten des Eiters durch Miescher 510
Analyse der ganzen Eiterzelle durch Hoppe-Seyler und der ganzen Leukozyten durch Lilienfeld 512
Analyse der nukleolenfreien Kerne der Spermatozoidenköpfe des Lachses durch Miescher 514
Analyse der Kerne der Vogelblutkörperchen durch Ploß, Kossel, Ackermann, Bang 516
Zusammenfassung der Resultate 518

VII. 10. Die Plasmabrücken 519

A. Die Plasmabrücken der Pflanzen 519
Vorkommen der Plasmabrücken im Pflanzenreich 519
Die Gestalt der Plasmabrücken 521
Reaktionen der Plasmabrücken 524
Färbung der Plasmabrücken 526
Die Knöpfchen oder Knötchen der Plasmabrücken 527
Das Vorkommen der Plasmabrücken in den Membranen . . 529
Die Zahl der Plasmabrücken 530
Die Entwicklung der Plasmabrücken 532
Absterben und Einziehen der Plasmabrücken 541

B. Die Plasmabrücken der tierischen Zellen 544
a) Einleitung 544
Einkernige Zelle, Polyplast und Konzellium 544
Die Zwischensubstanzen 549
b) Die Plasmabrücken der Epithelzellen, Bindegewebszellen und glatten Muskelzellen 552
Epithelzellen 553
Bindegewebszellen 556
Die glatten Muskelzellen 564
c) Allgemeines über die Plasmabrücken der Tiere 572
Vorkommen der Plasmabrücken bei den Tieren 572
Gestalt der Plasmabrücken 574
Natur und Reaktionen der Plasmabrücken 576
Ergastische Einschlüsse der Plasmabrücken 576
Ergastische Ausscheidungen an den Plasmabrücken . . . 579
Die Knoten der Plasmabrücken 579
Die Entwicklung der Plasmabrücken 581

MEDICAL
NOV - 9 1920
LIBRARY

I. Die Zelle eine Maschine.

Der Gedanke, daß die Organismen den von Menschenhand gebauten Maschinen ähnlich seien, hat sich schon älteren Denkern und Beobachtern aufgedrängt, hat sich weiter nach der Entdeckung der Zelle und durch Erforschung von deren Eigenschaften mehr und mehr Bahn gebrochen und ist heute von vielen exakten Forschern als richtig anerkannt.

Schon Descartes (Traité des passions de l'âme, 1650) vergleicht den menschlichen Körper mit einer Maschine, zu der eine von Gott geschaffene Seele hinzukommt; die Tiere sind ihm reine Maschinen. Hundert Jahre später wird der Gedanke noch materialistischer von de la Mettrie vertreten, welcher den Menschen mit seiner Seele als Maschine auffaßt. Auch neuzeitliche Biologen vergleichen Organismen mit einer von Menschenhand gebauten Maschine und benutzen die auffallenden Ähnlichkeiten zwischen beiden Gebilden zum Verständlichmachen mancher Lebenserscheinungen. So z. B. bringt Pfeffer (1897 und 1904) den Vergleich zwischen Zelle und Maschine vielfach zur Anwendung (1897, S. 9, 25, 82; 1904, S. 367). J. Reinke betrachtet die Zelle als Maschine (1899, S. 262; 1904, S. 101; 1911, S. 180). Anzuführen sind ferner Albrecht (1899), Jost (1913, S. 395), Oscar Hertwig (1912, S. 147). Auch Driesch war (1896, S. 364) die Vorstellung der Maschinenstruktur der Zelle von fundamentaler Wichtigkeit für das Verständnis des Lebens.

In der Tat finden wir bei Vergleichung von Maschine und Zelle, daß sich die wesentlichsten Eigenschaften der Maschine bei der Zelle vorfinden.

Die wichtigsten Eigenschaften der von Menschenhand erbauten Maschinen[1]) sind die folgenden:

1. Die Maschine ist ein System von ganz bestimmter Struktur.
2. Die Maschine wird durch Energiezufuhr in Bewegung versetzt und kommt zum Stillstand, wenn diese ausbleibt. Sie arbeitet dabei nach den Gesetzen der Energieerhaltung und Energieumwandlung.
3. Sie vermag eine in sie eintretende Energieform in eine andere zu verwandeln.
4. Die bestimmten Konfigurationen der Maschine, die gegebenen Maschinenbedingungen des bestimmten maschinellen Systems, bedingt eine in ihren Möglichkeiten begrenzte Leistung der Maschine.

[1]) Ich fasse absichtlich nur die Maschinen ins Auge, welche sichtbare Bewegungen zeigen.

5. Dabei kann die Möglichkeit verschiedener Gangarten und Leistungen gegeben sein, von denen eine jede isoliert durch eine Umschaltungseinrichtung in Tätigkeit versetzt werden kann.
6. Die Maschine kann Selbststeuerung oder Selbstregulation ihres Ganges besitzen.
7. In der Maschine können Energiemengen niedergelegt sein, welche durch Auslösungsvorrichtungen zur Wirkung gebracht werden können.
8. Der Gang einer Maschine ist in erster Linie bedingt durch ihre Struktur, im wesentlichen unabhängig von den sie umgebenden äußeren Einflüssen, jedoch wirken in sie eindringende Energien auf sie ein und sind auch unter Umständen imstande, ihren Gang wesentlich zu beeinflussen. So beeinflußt z. B. die Wärme durch Ausdehnung des Pendels den Gang einer Uhr.

In welcher Weise sich die 8 Eigenschaften der Maschine bei der Zelle wiederfinden, wollen wir an einigen Beispielen zeigen.

Zu 1. Es ist eine bedeutungsvolle Tatsache, daß alle Zellen dieselbe grobe Maschinenstruktur in Form des Vorhandenseins von Zytoplasma und Zellkern zeigen. Auch die kleinsten Zellen der Bakterien besitzen, wie ich (1912, S. 64) zeigte, diese Maschinenteile. Bei denjenigen Zellen, deren Betriebsenergie von Lichtstrahlen direkt geliefert werden kann, finden wir ebenso sicher stets Autoplasten als Maschinenteile. Es ist so, als ob es nur diese Möglichkeit der Konstruktion einer Zellmaschine gäbe.

Bezüglich der Eigenschaft 2 haben besonders die Untersuchungen von Rubner (1894 und 1902) an Hunden und von Atwater (1904) an Menschen bewiesen, daß der erste Hauptsatz der Energetik ebenso für die Organismen wie für eine Maschine gilt. Sie fanden, daß alle dem Organismus in Form der Nahrung zugeführte Energie, fast genau wieder in Form von Wärme oder äußere meßbare Arbeit abgegeben wird. Wir haben keinen Grund anzunehmen, daß das, was für die Summe aller Protoplasten eines Organismus bewiesen wurde, für die Einzelzelle des Organismus keine Geltung hätte.

Zu 3. Die Zelle nimmt in ausgedehntem Maße Umwandlungen verschiedener Energieformen ineinander vor. Als Beispiel für Satz 3 kann uns die Umwandlung der strahlenden Energie des Lichtes (Wellenlängen zwischen 740 $\mu\mu$ und 420 $\mu\mu$) in chemische Spannkraft beim Kohlenstoffassimilationsprozesse, welcher sich in den Autoplasten, einem Maschinenteile der Zelle, abspielt, dienen. Wir können auch die Umwandlung chemischer Energie in strahlende Energie durch pflanzliche und tierische (siehe auch Verworn 1915, S. 307) Organismen anführen und sehen die Umwandlung chemischer Energie in Bewegungsenergie in der Muskelzelle vor sich gehen. Der Nutzeffekt der „Muskelmaschine“ beträgt ungefähr 33%. Besonders allgemein ist die Verwandlung von chemischer Spannkraft in Wärme.

Für unsere Sätze 4 und 5 will ich als Beispiel das Verhalten der von Klebs (1896, S. 11; 1903, S. 42 und 57) genau untersuchten

Vaucheria repens anführen. Diese Zellmaschine vermag beim Vorhandensein einer Reihe von in optimalen Quantitäten gegebenen Stoff- und Energiearten in ihrer Umgebung (Temperatur, Sauerstoff, Wasser, anorganische Nährstoffe, Licht, in frischer anorganischer Nährlösung, bei guter Beleuchtung) ein rein vegetatives Wachstum dauernd durchzuführen. Dieses vegetative Wachstum ist die eine Art des Ablaufes, zu welcher die Zellmaschine Vaucheria repens durch ihren Bau befähigt ist. Ist in der Maschine durch die angegebenen Bedingungen alles in eine bestimmte Ordnung gelangt, so kann dann durch Änderung der äußeren Bedingungen eine Umschaltung der Maschine herbeigeführt werden, die eine zweite der Maschine mögliche Art des Ablaufes in Gang setzt. Bringt man nämlich die vegetativ normal arbeitende Zellmaschine auf feuchten Boden in Luft, so wird der Befruchtungsprozeß durchgeführt und ein Teil des Protoplasten zu Oosporen ausgestaltet. Beläßt man die im vegetativen Normalgange befindliche Maschine in den für diesen Gang günstigen Verhältnissen, entzieht ihr aber das Licht, so tritt die drittmögliche Umschaltung ein, und die Maschine arbeitet nun so, daß der Protoplast in Zoosporen zerfällt. Dieselbe Umschaltung kann übrigens auch durch Überführen der Fäden aus Luft in Wasser oder aus einer anorganischen Nährlösung in Wasser bewirkt werden. Außer zu diesen drei Ablaufarten, die in ihrem Bau bedingt sind, können wir die Maschine in der Jetztzeit durch keinen Wechsel der äußeren Einflüsse zu einer wesentlich anderen Gangart zwingen (siehe auch Reinke 1904, S. 99). Kann sie nicht in einer dieser Gangarten ablaufen, so geht sie zugrunde, wie viele Maschinenindividuen ausgestorbener Spezies.

Die in Satz 6 hervorgehobene Selbstregulation spielt in der Zellmaschine eine große Rolle. Beispiele dafür, die sich auf Pflanzenzellen beziehen, findet man in Pfeffer's Pflanzenphysiologie zahlreich verzeichnet. Dieser sagt z. B. (1897, S. 518): „Beispiele eines solchen regulatorischen Waltens sind an verschiedenen Stellen (vgl. § 77) besprochen. Zu ihnen zählt auch die Regulation des Turgors in wachsenden Organen (§ 86), sowie die Anhäufung der Reservestoffe, die auch bei überreicher Nahrungszufuhr natürlich einen gewissen Grenzwert nicht überschreiten. Ferner wird bekanntlich die Mobilisierung und die Wanderungsrichtung der Reservestoffe durch den Konsum reguliert“ (§ 108).

Als ein besonderes Beispiel mag noch die Regulation der Diastasebildung in der Zelle von Penicillium glaucum erwähnt werden (Katz 1898).

Für Tiere können die zahlreichen Fälle der Regulierung der Bewegung unwillkürlicher Muskeln und die Regulierung der Drüsensekretion, auch der Sekretion von Hormonen, als Beispiele dienen.

Die in 7 erwähnten Auslösungen spielen im maschinellen Getriebe der Zelle eine äußerst wichtige Rolle. Was wir als „Reizvorgänge“ bezeichnen, sind ja doch nur Auslösungsvorgänge, welche in einer Zellmaschine erfolgen. Die Reizursache liefert ja niemals die Energie für die Reizwirkung, sondern veranlaßt den Protoplasten nur, aufgespeicherte Energie in bestimmter Weise zur Verwendung zu bringen. Auffällige Beispiele für solche Aus-

lösungserscheinungen sind die durch Reizursachen ausgelösten Krümmungsbewegungen der Bewegungsgelenke von Mimosa pudica, der Blattspreiten von Dionaea muscipula usw.

Für tierische Zellen kann die Auslösung der Kontraktion der alloplasmatischen Muskelfibrillen durch eine durch alloplasmatische Nervenfibrillen vermittelte Reizursache dienen (siehe z. B. Verworn 1915, S. 431).

Mit Bezug auf die Eigenschaft 8 der Maschine ist zu sagen, daß auch die Form des Ablaufens der Zellmaschine in erster Linie durch ihre Struktur bestimmt wird. Es zeigt sich dieses daran, daß eine bestimmte Zellmaschine unter den wechselnsten äußeren Einflüssen, die nicht zur Zerstörung der Maschine führen, im wesentlichen gleich abläuft. So entwickelt sich eine befruchtete Eizelle des Menschen immer zu einem Menschen, eine Eizelle des Apfelbaumes immer zu einem Apfelbaum, und beide Organismen zeigen in allen Entwicklungsperioden unter allen Umständen wesentlich bestimmte Erscheinungen.

Dabei antworten diese Maschinen infolge ihrer zahllosen Auslösungsvorrichtungen auf relativ kleine Anderungen der von außen auf sie einwirkenden Energien und Stoffe oft mit auffallenden, aber doch relativ unwesentlichen Änderungen des Ganges, was sie aber nur quantitativ von den menschlichen Maschinen unterscheidet.

Wir dürfen danach sagen, daß die Zelle alle wesentlichen Eigenschaften einer Maschine besitzt, die von Menschenhand erbaut werden kann.

Die Zelle ist eine Maschine.

Aber die Zelle ist eine Maschine, welche mehr leistet als irgend eine von den Menschen erbaute Maschine, sie ist, um ein Schlagwort zu gebrauchen, eine Übermaschine. Alle neuzeitlichen Forscher, welche die Zelle mit einer Maschine verglichen, wissen das und sind zum Teil bemüht, die Gründe für diese Tatsache zu finden.

Ich (1895, S. 308) habe schon früher die Ansicht vertreten, daß die Zelle eine Flüssigkeitsmaschine sei. Daß die Zelle eine Maschine ist, haben wir gesehen, wir wollen nun sehen, daß sie aus Flüssigkeiten aufgebaut ist.

II. Der Protoplast[1]) als Flüssigkeit.

Die große Bedeutung der Frage nach der Flüssigkeitsnatur des Protoplasten für das Verständnis der maschinellen Arbeit der Zelle liegt auf der Hand. Denn ganz elementare Eigenschaften der Zellmaschine lassen sich nur dann verstehen, wenn man weiß, daß der Protoplast die wesentlichsten Eigenschaften einer Flüssigkeit besitzt. Vorzüglich sind es die Eigenschaften des Wachstums und der Teilung der Zellmaschine, welche sofort verständlich werden, sobald die Maschinenteile alle flüssig sind. Die Maschinenteile können ähnlich wachsen wie Tropfen wässeriger Lösung, wenn diese Wasser und lösliche Substanzen weiter in sich aufnehmen und sich damit mischen. In Hinsicht auf das Teilungsvermögen ist noch folgendes zu sagen: Wenn auch die einfachen Maschinen (Reulaux's Maschinenelemente), wie ein Hebel oder Keil, sich in zwei gleichwirkende Apparate zerspalten lassen, so ist doch die Teilung komplizierter, aus festem Materiale aufgebauter mechanischer Maschinen unmöglich, während aus Flüssigkeiten aufgebaute Maschinen so eingerichtet werden könnten, daß alle ihre Elemente geteilt und wieder an ihren Platz zurückgebracht werden könnten. Wir werden später sehen, wie die sichtbare Teilung der Zellmaschine erfolgt. Die Ansicht, daß der Protoplast flüssig sei, haben im allgemeinen schon eine Reihe von Autoren zu der ihren gemacht. Ich nenne Max Schultze, Haeckel, Kühne, Engelmann, Bütschli (s. 1892), Pfeffer (1897, S. 38), Rindfleisch, Berthold (1886), Quincke, Ryder, Verworn (1909, S. 129 u. 671; 1915, S. 130), Macallum (1911), Lepeschkin (1911; 1912, S. 532), Rhumbler (1914; dort auch die älteren Arbeiten dieses Forschers). Anderer Ansicht ist z. B. Oscar Hertwig (1912, S. 22).

Eine Flüssigkeit ist dadurch charakterisiert, daß ihre Teilchen aneinander haften, daß sie aber sehr leicht gegeneinander verschiebbar sind, so daß sie noch fähig ist, unter dem Einfluß der Oberflächenspannung Kugelgestalt anzunehmen. Rhumbler definiert (1902, S. 285): „Eine Flüssigkeit ist jede Substanz, die a) ohne innere Elastizität von meßbarer Größe, b) ohne meßbare Kompressiblität (bei gewöhnlichen Drucken), c) den Kapillaritätsgesetzen unterworfen ist.“ Man beachte dazu noch das, was er auf S. 280 über „Schwierigkeiten, welche der Feststellung des Aggregatzustandes der lebenden Zellmasse entgegentreten“, sagt.

Wir werden sehen, daß die protoplasmatischen Organe der

[1]) Über die Namen, welche wir für die verschiedenen Bestandteile der Zelle gebrauchen, sehe man im Kapitel V nach.

Zelle, also das Zytoplasma, der Zellkern und die Trophoplasten, in der Tat die Eigenschaften der Flüssigkeiten besitzen.

Von der Wirkung der ergastischen Einschlüsse auf die Eigenschaften des flüssigen Protoplasten sehen wir hier vorerst ab. Allerdings sind sie nicht ohne Bedeutung für die uns entgegentretenden Flüssigkeitseigenschaften des Zytoplasmas, so daß bei den Versuchen die reinen Flüssigkeitseigenschaften des Zytoplasmas um so besser hervortreten, je weniger solche Einschlüsse in ihm vorkommen, jedoch ist für unsere jetzige Frage der Einfluß der Einschlüsse nicht von maßgebender Bedeutung.

Welche Beweise haben wir nun für die Flüssigkeitsnatur des Protoplasten?

Wir behandeln Zytoplasma, Zellkern und Chromatophor für sich und beantworten die Frage zuerst für das Zytoplasma. Da lehrt 1. die Untersuchung der in den Membran und reichlich Zellsaft besitzenden Pflanzenzellen überall unter bestimmten äußeren Einflüssen hervortretenden Zirkulations- und Rotationsbewegung des Zytoplasmas, daß dieses sich wie eine Flüssigkeit verhält. Vorzüglich klar und rein sieht man „das Fließen“ des Zytoplasmas bei den Zirkulationsströmen, die von vielen Autoren (Literatur bei Pfeffer 1904, S. 723; Ewart 1903, Bierberg 1909) bei den Haaren von der Wurzel von Hydrocharis Morsus ranae, den Staubfadenhaaren von Tradescantia discolor und Hyoscyamus usw. untersucht worden sind. Auffallender erscheint die Flüssigkeitsbewegung des Zytoplasmas bei den Rotationsströmen, welche ebenso oft bei den Zellen der Blätter von Vallisneria spiralis, und Elodea canadensis, in Zellen von Chara und Nitella und in Pilzhyphen usw. genau beobachtet wurden. In ersterem Falle durchziehen die Plasmaströme die Vakuole in Fadenform, in letzterem bewegt sich ein Strom von Zytoplasma an der Zellwand entlang. Dabei bleibt die Schicht, welche direkt die Zellwand berührt, unbewegt. Die Bewegung des zähflüssigen, innen an den Zellsaft grenzenden Zytoplasmas wird durch die in ihm liegenden Organe des Protoplasten und durch seine ergastischen Einschlüsse nicht gehindert, diese werden vielmehr in die Bewegung des Zytoplasmas hineingerissen.

Alle Beobachter, welche eingehende Beobachtungen über die „Protoplasmaströmung“ gemacht haben, sind darin einig, daß sich das strömende Zytoplasma wie eine Flüssigkeit verhält. Schon Hörmann (1898, S. 47), Hauptfleisch (1892, S. 231) und Prowazek (1910) dürfte man anführen. Pfeffer schreibt (1904, S. 726): „Die direkte Beobachtung zeigt aber, daß sich (abgesehen von der Hautschicht usw.) die ganze strömende Plasmamasse in Bewegung befindet, und daß, ebenso wie in einer jeden anderen strömenden Flüssigkeit, auch die inaktiven Einschlüsse mit fortgerissen werden.“ Rhumbler, der den Protoplasten von Chara foedita untersuchte, sagt (1902, S. 306) von der Protoplasmabewegung dieser Zelle: „Überall das Bild von in Flüssigkeiten durcheinandergewälzten Substanzteilchen, nirgends das Anzeichen einer feststehenden Struktur.“

Besonders möchte ich auf einen Versuch Rhumlers hinweisen, den er folgendermaßen beschreibt (1914, S. 494):

„Ganz abgesehen davon, daß das genauere Studium dieser Plasmaströmung in ihren Details, die hier übergangen werden müssen, von vornherein mit großer Bestimmtheit für einen flüssigen Zustand des gesamten strömenden Zellwandbelages spricht, wie sich aus einem peinlichen Vergleich (vgl. RHUMBLER 1902, p. 306) mit einer zähflüssig strömenden Masse (etwa mit der Strömung von Rizinusöl, das mit fein zerriebenem Karmin beladen worden ist, in einer Kapillarröhre, die in der vorhin für das Vogelei angegebenen Weise beobachtet wird) ergibt, kann man den flüssigen Zustand der in Strömung befindlichen wandständigen Plasmamasse experimentell dadurch noch sicherer stellen, daß man einzelne oder mehrere der in der Strömung treibenden Körperchen in der Strömung künstlich festhält und dann sich durch Messung überzeugt, daß das Festhalten der Körperchen in dem Strom keine merkbare Verzögerung der Strömung veranlaßt. Ich legte die erste Internotialzelle, deren Zellmembran die zu dem Versuche nötige, elastische Widerstandskraft besitzt, quer über einen Glasfaden von etwa 420 μ Durchmesser — dünnere Glasfäden durchschnitten die Zellwände — und ließ dann das Beobachtungswasser allmählich unter dem 18: 15 mm großen und entsprechend schweren Deckglas verdunsten. Durch die sehr allmähliche Verdunstung wurde nun die unterliegende Zelle ebenso allmählich auf

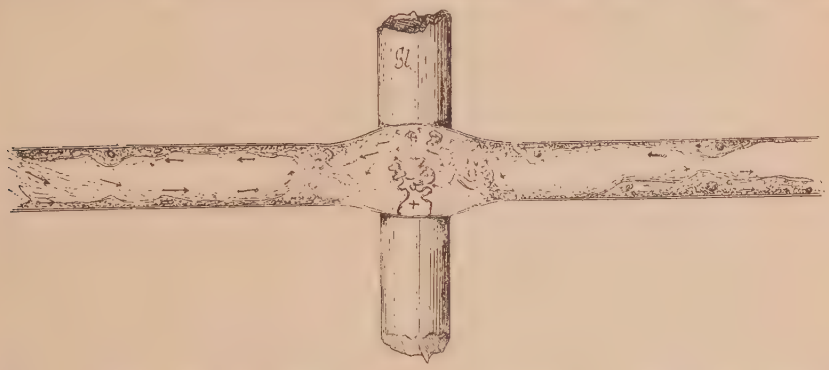


Fig. 1. „Stück einer auf einem kreuzenden Glasfaden (*Gl*) durch den Deckglasdruck aufgepreßten Charazelle. An der verbreiterten Quetschstelle hat das zähflüssige Protoplasma Halt gemacht (cf. die eingezeichneten Kreuze), während das dünnflüssige Plasma (cf. die Pfeile) noch über die Querbrücke hinüberrieselt. Der Zellsaft hat sich von der Klemmstelle vollständig zurückgezogen. Nach RHUMBLER (1902, Fig. 7).

den kreuzenden Glasfaden aufgedrückt und das Zellumen an der Kreuzungsstelle „Zelle-Glasfaden" (Fig. 2, unsere Fig. 1) zusammengepreßt. Anfangs ging der Protoplasmastrom ohne weitere Störungen über die Querbrücke hinweg, allmählich aber blieben die größeren, später auch die kleineren Einlagerungen in dem immer enger werdenden Engpaß hängen; aber trotzdem ging der Protoplasmastrom zwischen den festgeklemmten Partikeln hindurch, ohne daß sich seine Geschwindigkeit merkbar geändert hätte. Die ungeminderte Strömungsgeschwindigkeit trotz der innerhalb der Strömung zum Stehen gebrachten Körperchen beweist, daß die einzelnen Konstituenten des strömenden Zellinhaltes nicht durch eine noch so feine und zarte feste Struktur verbunden sein können, denn der Widerstand solcher nichtflüssiger Strukturen an den festgehaltenen Körperchen müßte, wenn er vorhanden wäre, auf alle Fälle die Strömung ganz erheblich verlangsamen. Wie die festgehaltenen Körperchen selbst bei diesem Versuche fortgesetzt mit neuen Plasmateilchen in Berührung kommen, so müssen auch die vorbeiströmenden Plasmateilchen beim Passieren der Widerstände die allerverschiedensten Neulagen passieren, d. h. sie müssen nach Maßgabe der sehr wechselnden Gestalt und Größe der Körperchen, kurz ad libitum verschiebbar sein, oder was dasselbe besagt, sie müssen jeder gegenseitigen elastischen Verknüpfung entbehren. Das strömende Material hat keine innere Elastizität. Quod erat demonstrantum."

Zweitens können wir eine Reihe von Tatsachen, welche mit der Oberflächenspannung der Flüssigkeit zusammenhängen, als

Beweise anführen. Nur hinweisen will ich auf die Arbeit von Macallum (1911), die dem Prinzip nach auch hierher gehört. Zuerst hebe ich die Tatsache hervor, daß sich Zytoplasmamassen in frei beweglichen Medien mit Minimalflächen umkleiden. Schon in der Zelle zeigen unter Umständen die Zytoplasmastränge die Neigung, sich kugelförmig zu gestalten. Bekannt ist ja die alte Abbildung von Kühne (siehe Verworn 1903, Fig. 38). Kühne konnte (1864, S. 92—98) die Zytoplasmastränge der Staubfadenhaare von Tradescantia virginica zu teilweise kugelförmiger Kontraktion durch Induktionsschläge veranlassen, ohne daß die Zelle dabei stets abstarb. Er sagt: „Stellt man die Forderung, ruhendes Plasma zu bewegen, so können wir auch diese erfüllen, denn wir brauchen nur das ruhende mäßig zu reizen, um eine Bewegung zu erreichen, die zwar nicht in dem gewöhnlichen Fließen besteht, sondern in dem Zusammenfließen nach mehreren Zentren, um die sich die Kugeln und Klumpen anordnen." Dieselbe Erscheinung hatten Kühne, Max Schultze (1863), Sachs, Hofmeister (1865, S. 10) in diesen und ähnlichen Pflanzenzellen bei 45° eintreten sehen.

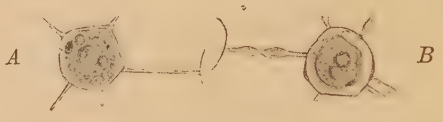


Fig. 2. Zellen von Volvox aureus mit Plasmabrücken. *A* normale Zelle mit gleichmäßig fadenförmigen Plasmabrücken. *B* Zellen mit Plasmabrücken, deren Substanz sich tropfig zusammenzieht. Nach Arth. Meyer (1896).

Klemm (1895, S. 644) fand, daß dieses Zusammenballen auf einen Wärmeübergangsreiz hin eintritt (siehe auch Verworn (1909, S. 131).

Instruktiv für das Verhalten des Zytoplasmas sind auch die Beobachtungen, welche man an Volvox aureus machen kann. Die Plasmodesmen dieser Alge (Fig. 2) sind feine Fäden reinen Zytoplasmas (A. M. 1896, S. 201), welche nicht die geringste mikroskopische Struktur zeigen (*A*). Beim Druck auf das Deckglas, unter welchem die Alge im Wasser liegt, entstehen in der rein fadenförmigen Plasmabrücke spindelförmige Anschwellungen, an deren Enden der Faden verdünnt erscheint (*B*); die Spindeln ziehen sich mehr und mehr zu Kugeln zusammen, welche dann nur durch feine Fädchen verbunden sind, die unter Umständen auch durchreißen können, so daß Tröpfchenreihen entstehen.

Winter und Rhumbler (siehe Rhumbler 1914, S. 492) fanden, daß sich der mehrkernige Protoplast polythalamer Foraminiferen nach Entfernung der Schale „mehr oder weniger abkugelt, genau wie man das von jeder anderen Flüßigkeit unter gleichen Verhältnissen erwarten müßte". Aber auch aus der Pflanzenzelle herausgenommene Stücke der Zytoplasmamassen und Stücke nackter Zellen zeigen Analoges. Goeppert und Cohn sahen (1849, S. 701) die gallertartige Zytoplasmamasse von Nitella beim Ausfließen aus der Wunde sich sofort zu Tropfen abrunden. Klemm (1894, S. 27) beschreibt die Abrundung von Protoplasmaportionen, welche aus den Wurzeln der Schläuche von Derbesia hervorgetreten waren. Bekannt ist ja auch die Abbildung Fig. 6 in

Pfeffer's Physiologie (1897), welche sich abrundende Zytoplasmamassen darstellt, die aus dem verletzten Wurzelhaar von Hydrocharis austreten[1]). Bütschli (1892, S. 65) beschreibt solche tropfenförmige Gestaltung für Plasmamassen zertrümmerter Milioliden. Prowazek (1910, S. 4) weist auch auf das gleichartige Verhalten abgetrennter Zytoplasmateile von Myxomyzeten und Amöben hin.

Rhumbler (1914, S. 515) sah den Protoplasten von Myxomyzetenplasmodien in Kapillarröhren hochgezogen werden. Auch den bei homogenen Flüssigkeiten geltenden Satz, daß diese eine bestimmte feste Wand unter gleichen Außenbedingungen immer unter demselben Winkel schneiden, hat Rhumbler (1914, S. 507) für das Zytoplasma geltend gefunden (siehe auch Rhumbler 1903).

Drittens ist das Vorkommen kugelförmiger Zellsaftante und Öltropfen ein Beweis für die Flüssigkeit des Zytoplasmas; denn es ist einleuchtend, daß Zellsaft und Öl nur innerhalb eines flüssigen Mediums Kugelform annehmen können (siehe auch Bütschli 1892, S. 141; Rhumbler 1914, S. 501).

Viertens können wir die Tatsache, welche Rhumbler (1902, S. 309—321) betonte, daß die Geschwindigkeit der sich mit dem Zytoplasma bewegenden Körperchen unabhängig vom Drucke ist, welcher auf dem Zytoplasma lastet, für die Flüssigkeitsnatur des Zytoplasmas ins Feld führen. Rhumbler arbeitete mit Charazellen, welche er mittels seines Depressors zusammendrückte. Auch Ewart (1903, S. 119) sagt: „The velocity of streaming is largely dependent upon the viscosity of the protoplasm, and hence also upon the percentage of water in the latter, but the osmotic pressure exercises little or no direkt influence upon streaming.“

Fünftens ist auch von Rhumbler (1914, S. 511) die leichte Ausbreitung des Protoplasmas auf Wasser als ein Argument für die Flüssigkeitsnatur desselben verwertet worden. Auch Prowazek (1910, S. 4; 1901, S. 49) hat für Stentor hierhergehörige Erscheinungen beschrieben. Meines Erachtens fragt es sich, ob bei den in Rede stehenden Erscheinungen nicht ergastische Einschlüsse die Hauptrolle spielen.

Sechstens kann man die leichte Verschmelzbarkeit künstlich getrennter Zytoplasmaportionen (Prowazek 1910, S. 5) als Beweis für die Flüssigkeitsnatur des Zytoplasmas ansehen.

Die aufgeführten Übereinstimmungen zwischen den Eigenschaften des Zytoplasmas und denen einfacher Flüssigkeiten werden genügen, um es zu rechtfertigen, daß wir das Zytoplasma als Flüssigkeit bezeichnen.

Heilbronn hat sogar (1912, 1914) versucht, die Viskosität des flüssigen Zytoplasmas aus der Fallgeschwindigkeit der Stärkekörner zu bestimmen. Wenn er auch zu keinen sicheren Zahlen gelangt ist, so sprechen doch seine Versuchsresultate wie auch diejenigen von Weber und Zollikofer (1918; dort Literatur) ebenso wie unsere Beobachtungen an den im Zytoplasma liegenden Oxalatkristallen (Kapitel VI 5. B. b. δ) dafür, daß das Zytoplasma eine Flüssigkeit ist.

[1]) Bei Verworn (1903, S. 101, Fig. 37) als Vaucheriaschlauch bezeichne

Aber auch die Substanz des Zellkernes besitzt die Eigenschaften einer Flüssigkeit. Schon die Tatsache, daß alle Gestalten, die der Zellkern in der Zelle zeigt, solche sind, die mit der Flüssigkeitsnatur, mindestens der Kerngrundmasse im Einklang stehen, läßt die Annahme zu, daß der Zellkern flüssig sei. Meist hat ja der Zellkern eine kugelige oder ellipsoidische Gestalt oder (vorzüglich im Wandbelag) die Form eines auf einer Unterlage ruhenden, wenig abgeflachten Tropfens; aber nicht nur diese, sondern selbst die hufeisenförmigen Kerne mancher Infusorien, die Lochkerne der Epithelzellen der Harnblase des Frosches, die amöboid aussehenden Kerne (Berthold 1886, S. 164) und die verzweigten Kerne (z. B. der Drüsenzellen von Phronimella; Hertwig 1912, S. 28, Fig. 8) gehören zu den Formen, welche aus der Flüssigkeitsnatur des Kernes heraus verständlich sind.

Einen direkten Beweis für die Flüssigkeitsnatur der Kerngrundmasse liefert eine Beobachtung Bertholds (1886, S. 48), die wir mit den Worten des Autors wiedergeben: „Zerdrückt man Antheren von Monokotylen, z. B. von Tradescantia, Hemerocallis, in denen die Mutterzellen noch in Teilung begriffen sind, auf dem Objektträger ohne Wasserzusatz und zerrt die schleimige Plasmamasse, welcher die Mutterzellen eingelagert waren, mit der Nadel auf dem Objektträger etwas hin und her, so kleben viele von den in ihr enthaltenen freien Kernen am Glase fest und können sich oft in Fäden von außerordentlicher Zartheit und Länge ausziehen. Dieselben besitzen eine sehr zähe Konsistenz, denn sie zerreißen auch bei lebhafter Bewegung der Flüssigkeit, der sie eingelagert sind, nicht. Dabei behalten die nicht verletzten Kerne mindestens eine halbe Stunde lang ihr Ansehen wie im Leben."

Fig. 3. Nidularia pisiformis. Auswanderung der Kerne aus der Tragzelle in die Basidienspore durch die Sterigmen. Nach Fries, 1911, Tafel 2, Fig. 28.

Der großen Zähigkeit der Zellkerngrundmasse entspricht auch eine relativ große Dichtigkeit des Kernes, die sich dadurch dokumentiert, daß er beim Zentrifugieren der Zelle aus dem Zytoplasma herausgeschleudert wird (Andrews, 1903, S. 35). Dabei ist die innere Reibung der Flüssigkeit doch nicht so groß, daß nicht schon durch Zentrifugieren eine Deformation der Masse möglich wäre. Miehe (1901, S. 110) sah, daß sich Kerne, die durch Zytoplasmafäden in der Mitte der Zelle aufgehängt waren, beim Zentrifugieren der Gewebe am zentrifugalen Ende abrundeten.

Mit der so bewiesenen Flüssigkeitsnatur des Zellkernes steht es auch im Einklange, daß der Kern in der Zelle zu feinen Fäden ausgezogen werden und sich dann wieder zur Kugelform abrunden kann. So z. B. wandern die Kerne der Basidiomyzeten durch die Sterigmen in Form äußerst feiner Fäden hindurch und runden sich, wenn sie in die Spore gelangen, wieder ab. Die Fig. 3 erläutert diesen Vorgang.

Zuletzt haben wir noch die Frage zu beantworten, ob auch die Trophoplasten flüssig sind. Ich habe schon 1895 (S. 172) die

Trophoplasten als zähflüssige Gebilde betrachtet. „Im allgemeinen kann man sagen, daß die Chromatophoren der Angiospermen die einfachsten Gestalten zeigen, welche mehr oder weniger zähflüssige Tropfen, die in einer zähflüssigen, relativ feinkörnigen Emulsion (dem Zytoplasma) eingebettet sind, unter Verhältnissen annehmen können, wie sie in der Zelle augenscheinlich vorliegen“ (siehe hierzu auch Berthold, 1886, S. 156). Ich hatte schon früher gesehen (1883, S. 53), daß sich die in Zytoplasmasträngen spindelförmig gedehnten Chloroplasten beim Eintreten in das Wandzytoplasma abrundeten, so daß es kaum zweifelhaft blieb, daß die Chloroplasten durch den Druck des Oberflächenhäutchens der Zytoplasmafäden spindelförmig gestreckt werden konnten.

Ähnlich hat auch Küster seine Meinung, daß die Trophoplasten flüssig seien, gestützt. Küster (1904, 1911) bezieht sich auf die Beobachtung von Leukoplasten, die, als sie in eine Plasmaströmung gerieten, lang ausgezogen wurden, und welche auch „Pseudopodien“ bildeten. Küster macht dann auch darauf aufmerksam, daß die Stärkekörner keine Spur in den Chloroplasten zurücklassen.

A B

Fig. 4. Chloroplasten auf den Fugenwänden von Funaria hygrometrica; *A* unter optimalen Verhältnissen, flach ausgebreitet; *B* durch den Einfluß des direkten Sonnenlichtes kugelig kontrahiert. 500fach vergrößert. Nach Senn (1908, Fig. 5).

Nicht das so sehr als die Tatsache, daß die Trophoplasten, wie ich nachwies, durch sehr große Stärkekörner zu ungeheuer feinen, kaum mehr erkennbaren Häutchen ausgedehnt werden können und beim Lösen der Stärkekörner doch wieder zu massiven Kugeln zusammenfließen (Arth. Meyer, 1859, S. 162 und Kap. VI, 3. A. a.), beweißt ziemlich sicher, daß die Chloroplasten flüssig sind.

Ferner ist das Vorkommen kugelförmiger Tröpfchen von Autoplastensekret in kugelförmigen Autoplasten ein Beweis für die Flüssigkeitsnatur der Trophoplasten.

Im Einklang mit der Flüssigkeitsnatur stehen, wie gesagt, die Formänderungen, welche die Chloroplasten in der Zelle zeigen. So schmiegen sich die Chloroplasten bei ihrer Wanderung in der Zelle Ecken und Kanten der Zellmembran an (z. B. Senn, 1908, S. 2) und können sich leicht und schnell flach ausbreiten und wieder zur Kugel abrunden. Letzteres illustriert unsere Fig. 4.

Auch auf meine Beschreibung der Trophoplasten der Epidermiszellen der Zwiebelschuppen von Allium cepa (Kap. VI, 2. C. b. *a*) möchte ich noch aufmerksam machen.

Die Angaben von Lepeschkin, der an die Flüssigkeitsnatur der Chloroplasten glaubt (1910, 1911), und die Ponomarew's (1914), dessen Arbeit unter Leitung des ersteren entstand, sind nicht brauchbar, weil sie sich nicht auf intakte Chloroplasten beziehen.

Nach dem Mitgeteilten dürfen wir wohl den Satz als bewiesen betrachten: Der Protoplast ist eine Flüssigkeit.

Aber ebenso wie der Protoplast eine Übermaschine ist, so besitzen auch die Flüssigkeiten, welche den Protoplasten zusammensetzen, nicht nur die Eigenschaften der nur aus chemischen Substanzen bestehenden Flüssigkeiten, mit denen wir sie verglichen, sondern sie besitzen noch Eigenschaften darüber hinaus. Dadurch bedingte „Inkongruenzen zwischen homogenen Flüssigkeiten“ und Protoplastenflüssigkeit sind selbstverständlich auch Rhumbler (1902, S. 333; 1904, S. 501) aufgestoßen. Die Hauptgründe dafür können wir vielleicht folgendermaßen bezeichnen. Erstens hat, wie wir später sehen werden, das Zytoplasma die Fähigkeit, sich lokal „alloplasmatisch“ zu verändern, wobei dessen lokale Zusammensetzung, Dichtigkeit und innere Reibung stark zunehmen kann. Zweitens ist die Protoplastenflüssigkeit „reizbar“ und kann auf Reize mit inneren und äußeren Bewegungen antworten, welche die Beobachtungen über die gewöhnlichen Flüssigkeitseigenschaften trüben. Wahrscheinlich werden diese reiner hervortreten, wenn man den Protoplasten narkotisiert.

Auf die alloplasmatischen Veränderungen und die Protoplastenbewegungen werden wir erst später eingehen, jetzt wollen wir zuerst noch einige Eigenschaften, welche die Protoplastenflüssigkeit mit gewöhnlichen „chemischen“ Flüssigkeiten gemeinsam hat, besprechen.

III. Der Protoplast als wässerige Lösung.

Jede Zelle enthält Wasser, welches in ihren Formelementen verschieden verteilt ist. Uns interessiert hier vorzüglich das in dem Protoplasten enthaltene Wasser.

Der Protoplast einer normalen Pflanzenzelle besteht, wie unsere schematische Fig. 5 zeigt, zuerst aus dem als Einbettungsmittel für alle übrigen Gebilde des Protoplasten dienenden Zytoplasma *(Z)*, ferner den in ihm suspendierten, wie das Zytoplasma aus zähflüssiger Substanz bestehenden Organen Zellkern und Chromatophoren *(K* und *C)*.

Als weitere in mehr oder weniger reichem Maße in den Organen des Protoplasten liegende Gebilde kommen noch die ergastischen Einschlüsse[1]) hinzu.

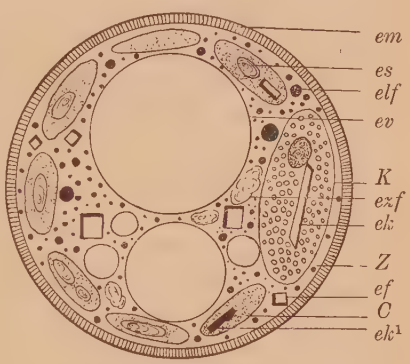


Fig. 5. Vereinfachtes Schema einer normalen Pflanzenzelle. *Z* Zytoplasma. *K* Kern. *C* Chromatophor. *elf* ergastische Flüssigkeitstropfen verschiedener Art. *ev* ergastischer Zellsafttropfen (Zellsaftvakuole). *ef* ergastische feste Körper verschiedener Art. *ek* ergastischer Kristall im Zellkern. *ek*¹ ergastischer Kristall im Chromatophor. *es* ergastisches Stärkekorn im Chromatophor. *exf* ergastische, stark visköse oder gallertartige Masse. *em* ergastische Zellmembran. *Z* + *K* + *C* Protoplast.

Umgeben wird der Protoplast der normalen Pflanzenzelle meist von einer ergastischen, aus festem Materiale aufgebauten Zellmembran.

Mit Ausnahme von Fettropfen und ähnlichen ergastischen flüssigen Gebilden und von manchen festen ergastischen Gebilden kann das Wasser in allen Organen und ergastischen Gebilden der Zelle liegen, vorzüglich findet es sich aber in den ergastischen Zellsafttropfen lebhaft arbeitender Pflanzenzellen.

Daß die ganze Zelle sehr viel in lockerer Bindung befindliches Wasser enthalten kann, wenn sie lebhaft arbeitet, ist leicht zu zeigen. Man braucht nur einen lebenden Pflanzenteil im Vakuum zu erwärmen und die abdestillierende Flüssigkeit aufzufangen, um sich zu überzeugen, daß sie wesentlich aus Wasser besteht. Ganz reines Wasser wird sie allerdings wohl niemals sein.

[1]) Siehe Kapitel V.

Wir wissen ja, daß sich in Destillaten aus den Zellen Aldehyde, Fettsäuren, Ester usw. oft finden. Meist aber können wir sicher nachweisen, daß solche stets nur in kleiner Menge im Destillate vorkommenden Körper aus ergastischen Gebilden der Zelle stammen. Gewiß ist es, daß die größte Menge des Destillates stets aus Wasser besteht, und daß andere Stoffe je nach der Zellspezies wechseln, also nicht für jede Zelle zum Leben nötig sind.

Lebende Zellen sind nun sehr verschieden reich an Wasser. Im allgemeinen enthalten lebhaft arbeitende Parenchymzellen und andere ähnliche Zellen ungefähr 80% Wasser. Saftige Zellgewebe enthalten 70—95% (Pfeffer, 1897, S. 191), die Kartoffel 70—80% (König, 1903, S. 704), die Topinamburknolle 76—83%, Runkelrübe ungefähr 82—95%, Blätter von Vitis vinifera 73,8% (Deleano, 1911, S. 144), Roggen im gequollenen Zustande über 95% (Eberhart, 1906). Auch tierische Gewebe enthalten viel Wasser, so z. B. Muskelfleisch des Rindes 75% (König, S. 1452). Wieviel davon den Muskelzellen zukommt, ist nicht zu sagen. Graue Hirnrinde enthält 86% Wasser (Botazzi, 1911, S. 15). Nach Reinke und Rodewald (1881, S. 9 und 11) enthalten junge, eben aus dem Plasmodium geformte Fruchtkörper von Aethalium septicum ungefähr 66,7% mit kräftiger Presse auspreßbares Wasser. Bei 100° entwichen aus der weichen Masse ungefähr 71,6%, bei 110° 76,4% Wasser. Da das Gebilde ungefähr 28% Kalziumkarbonat enthielt, welches nur zur Herstellung einer toten Hülle des Fruchtkörpers dient, so beträgt der Wassergehalt des Protoplasten ungefähr 81%.

Aber es gibt zahlreiche lebende, meist weniger energisch arbeitende Zellen, die viel weniger Wasser enthalten. So enthalten lufttrockene reife Roggenfrüchte 15%, Weizenfrüchte 13%; bei beiden sind es wesentlich die Endospermzellen, welche das Wasser beherbergen. Linsensamen enthalten 12,5% Wasser im lufttrocknen Zustande (König, 1903, S. 586), wesentlich in den Zellen der Keimblätter. Ganz ähnlich werden sich vielleicht auch die eingetrockneten Bärentierchen (siehe über Makrobiotus: Verworn, 1909, S. 154) verhalten. Aber Früchte und Samen können viel wasserärmer werden, ohne daß die Maschinenstruktur ihrer Zellen Schaden leidet, ohne daß sie erkranken oder sterben. Man kann sie im Exsikkator so lange über Schwefelsäure trocknen, daß sie nur noch 0,5—3% Wasser enthalten (Schröder, 1886, S. 11). Viele Moose, so Barbula muralis oder Bryum caespiticium (Pfeffer, 1904, S. 322; Schröder, S. 18), ertragen 20 wöchentliche Austrocknung im Exsikkator über Schwefelsäure. Irmscher (1912, S. 391) fand Dicranum scoparium noch nach 40 Wochen lebend. Mattirolo (1894) konnte sogar Grimaldia dichotoma sieben Jahre im Exsikkator über Schwefelsäure stehen lassen, ohne daß die Zellen des Mooses abstarben. Es ist aber sicher, daß man auch Zellen völlig von Wasser befreien kann, ohne daß die Maschine Schaden leidet; denn wenn bestimmte Bakteriensporen zwei Stunden in Luft auf 140° erhalten werden können, ohne abzusterben (Koch und Wolfshügel, 1881), so ist aus den lebenden Zellen sicher alles freie Wasser entwichen.

Das in den Zellen in den angeführten Mengen vorkommende Wasser ist nun in sehr verschiedener Weise auf die Bestandteile der Zelle verteilt, so daß wir aus den angeführten Zahlen nichts über den Wassergehalt des Protoplasten und seiner Organe aussagen können. Um dieses recht zu verstehen, wollen wir uns zuerst über die Verteilung des Wassers in einer lufttrocknen Zelle eines Samens zu orientieren versuchen. Sehen wir uns den Querschnitt einer in Öl liegenden lufttrocknen Zelle aus dem Keimblatte des Erbsensamens an, wie wir ihn etwas schematisch in Fig. 6 wiedergeben, so tritt uns zuerst die große Menge der Stärkekörner *(es)* entgegen. Was von ihnen an Raum übrig gelassen wird, nehmen weiterhin die Proteinkörner (*e*) ein. Man erkennt sie in dem in Paraffinöl liegenden trocknen Schnitten nur mittels des Ultramikroskopes deutlich und sieht dann, daß sie das Zytoplasma dicht erfüllen. Der Kern aber ist, wie es für eine zähflüssige Masse sein muß, durch die Stärkekörner und Proteinkörner deformiert

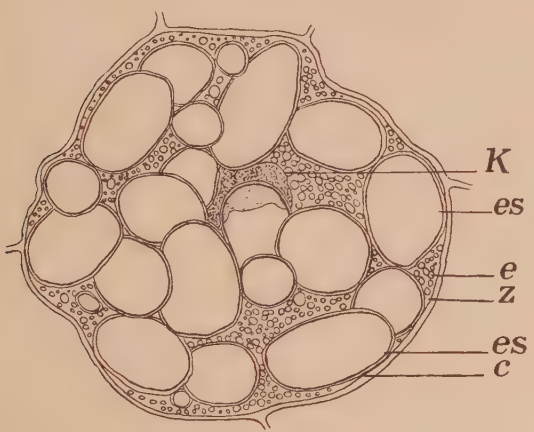


Fig. 6. Querschnitt durch eine Zelle aus dem lufttrocknen Keimblatte der Erbse. *K* Zellkern, *Z* Zytoplasma, *C* Chromatophoren. *e* ergastische Proteinkörner, *es* ergastische Stärkekörner. 500fach vergr. Schematisiert.

Die Chromatophoren überziehen als äußerst feine Haut die Stärkekörner *(C)*. So bleibt also für das Dispersionsmittel, das Zytoplasma, nur ein sehr kleiner Raum in der trocknen Zelle übrig.

Ganz ähnlich nun wie in dieser Zelle ist die Verteilung der Zellbestandteile in einer Endospermzelle des Weizensamens, und wir wollen uns nach den Resultaten der in der Literatur vorliegenden Analysen einen Begriff von der Verteilung des Wassers in dieser Zelle zu verschaffen suchen. Freilich sind die vorliegenden Angaben nur mit Vorsicht zu gebrauchen, da die betreffenden Untersuchungen nur zu praktischen Zwecken unternommen worden sind.

Der Stärkegehalt des Weizens beträgt ungefähr 50—73 % (König, S. 422 und 432), Rohfaser hinterläßt der Weizen 2—4 %, Zucker und Dextrin enthält die Weizenfrucht 2—7 % (S. 422); in Alkohol lösliches Albumin findet sich zu 8—11 %, Kleber zu 8—10 %, in Alkohol lösliche Eiweißstoffe 1—6,5 %. Wir können danach schätzungsweise ungefähr folgende Zusammensetzung des Samens annehmen, wenn wir zugleich das mikroskopische Bild der Endospermzellen des Weizens mit zu Hilfe nehmen: 60 % trockene

Stärke, 5% lösliche Zuckerarten usw., 15 % Aleuron, 3% Zellmembran und 17 % Protoplast, alles bezogen auf die völlig trockene Zelle. Nun enthält die lufttrockene Stärke ungefähr 13% Wasser (König, S. 645), die Zellmembran 6—7 % (wenn man den Wassergehalt lufttrocknen Flachses zugrunde legt), die Aleuronkörner 13% Wasser. Erinnern wir uns, daß lufttrockene Weizenfrüchte 13% Wasser enthalten, so ist wohl anzunehmen, daß der Protoplast auch ungefähr so viel Wasser einschließt. Das sind ja alles sehr unsichere Zahlen, aber sie können immerhin zeigen, wie man bei genauer Untersuchung zu annähernden Werten über den Wassergehalt des Protoplasten gelangen könnte.

Über den Wassergehalt des Protoplasten der arbeitenden Pflanzenzelle kann man gar keine Zahlen aus der Analyse der Gewebe ableiten, denn die Membranen enthalten verhältnismäßig wenig Wasser, und die Hauptmenge des Wassers liegt in den ergastischen Zellsafttropfen. Der Wassergehalt des Zytoplasmas scheint verhältnismäßig hoch zu sein.

Einen kleinen Anhalt gibt die Angabe von C. Zollikofer (1918, S. 456), daß in 1,25 proz. Gummilösung Stärkekörner die gleiche Fallgeschwindigkeit besaßen wie in dem Zytoplasma der lebenden Parenchymzelle von Phaseolus. Vielleicht ist 99% noch nicht der höchste Wassergehalt dünnflüssigen Zytoplasmas.

Wir haben im Kapitel II gesehen, daß das Zytoplasma und die anderen Organe des Protoplasten die wichtigsten Eigenschaften der „Flüssigkeiten“ besitzen. Aus dem, was wir in diesem Kapitel kennen lernten, ersehen wir, daß das lebende Zytoplasma wie die anderen Organe des Protoplasten eine „wässerige Lösung“ genannt werden darf. Diese Lösung enthält, wie wir später sehen werden, molekular und kolloid ungemein verschiedene Stoffe gelöst. Das Lösungswasser können wir vollständig verdampfen wie aus jeder anderen wässerigen Lösung und behalten dann die gelösten Stoffe in unverändertem Zustande zurück. Es bleiben nach dem Verdampfen des Wassers das Zytoplasma und die von ihm eingeschlossenen Organe als lebende Trockensubstanz zurück. Fügen wir wieder Wasser hinzu, so bildet sich wieder aus dem festen Rückstand eine wässerige Lösung von nicht allzugroßer Viskosität, der arbeitende Protoplast.

IV. Die nackte Zelle als Emulsion, Suspension, kolloide Lösung, molekulardisperse Lösung und einfache Flüssigkeit.

Wir haben im Kapitel II, in dem der Nachweis zu liefern war, daß der Protoplast flüssig sei, wesentlich nur diesen in das Auge gefaßt, während wir die ergastischen Gebilde, welche diesen Nachweis nicht hinderten, im wesentlichen unberücksichtigt ließen. Die Flüssigkeitseigenschaften der nackten Zelle, mit welcher man experimentierte, waren wesentlich bedingt durch die Eigenschaften des Zytoplasmas, welches als Dispersionsmittel für Zellkern, Trophoplasten und Einschlüsse diente. Da vorzüglich die letzteren die Eigenschaften der nackten Zelle da, wo sie in erheblicher Menge vorkommen, beeinflussen, müssen wir sie nun noch besonders behandeln.

Wir wollen also nun die Zelle mit Ausschluß der Membran, den „Protoplasten und Einschlüsse", kurz gesagt „die nackte Zelle", als „disperses System" betrachten und als solches besprechen.

Die nackte Zelle ist keine homogene, sondern eine ganz heterogene Flüssigkeit. Wir wissen, daß für die heterogenen Flüssigkeiten der Dispersitätsgrad ihrer Bestandteile von großer Bedeutung ist, daß viele ihrer Eigenschaften von dem Dispersitätsgrad abhängen, und es ist deshalb eine weitere wichtige Frage die, zu welcher Art von den als Flüssigkeiten zu bezeichnenden dispersen Systemen die nackte Zelle gehört; denn auch die physikalischen Kennzeichen der betreffenden Flüssigkeitskategorie müssen sich an der lebenden Zelle wiederfinden.

Vorerst wird es vorteilhaft sein, wenn wir uns über die Namen, die wir für die Begriffe der Dispersitätsphysik gebrauchen, kurz verständigen.

Die physikalische Chemie, vorzüglich die Kolloidchemie, teilt die Flüssigkeiten mit Bezug auf ihre Dispersionsverhältnisse folgendermaßen ein[1]):

I. Einfache homogene Flüssigkeiten, d. h. solche, welche in allen ihren mechanisch isolierbaren Teilchen die gleiche chemische Zusammensetzung und dieselben physikalischen Eigenschaften haben. Eigentlich sind ja auch diese homogen genannten Körper nicht homogen; ihre Homogenität ist nur wegen der Kleinheit der Moleküle und der Grobheit unserer Beobachtungsmittel vorhanden; sie sind nur unter den hier zu nennenden Flüssigkeiten die homogensten.

[1]) Zur weiteren Orientierung dienen die Werke: Ostwald 1912, von Weimarn 1911, Zsigmondy 1912, Matula 1913.

II. Zusammengesetzte homogene Flüssigkeiten. Gemische aus mehreren Flüssigkeiten I.

III. Lösungen.

A. Molekulardisperse Lösungen (Echte Lösungen), Größe der Teilchen der dispersen Phase[1]) ungefähr 0,1 $\mu\mu$ (0,0001 Mikr.) bis 1 $\mu\mu$ (0,001 Mikr.).

B. Kolloide Lösungen. Größe der Teilchen der dispersen Phase 1 $\mu\mu$ (0,001 Mikr.) bis 0,1 μ (0,1 Mikr.).

a) Suspensoide Lösungen; Disperse Phase fest *(F)*, Dispersionsmittel flüssig *(Fl)*.

b) Emulsoide Lösungen: *Fl* + *Fl* oder *Z* + *Fl*; (*Z* zähflüssig).

C. Grobe Dispersionen. 0,1 μ bis ungefähr 10 μ und mehr.

a) Suspensionen: *F* + *Fl*.

b) Emulsionen: *Fl* + *Fl*.

Dabei gibt es selbstverständlich keine scharfen Grenzen zwischen A, B und C bezüglich der Teilchengröße, und auch Übergänge zwischen den Formarten fest *(F)*, flüssig *(Fl)* und zähflüssig *(Z)* kommen vor.

Im Anschluß an diese Zusammenstellung mögen zuerst die Bezeichnungen, welche für die verschiedenen Teilchengrößen mit Rücksicht auf ihre Sichtbarkeit von Siedentopf eingeführt worden sind, noch angeführt werden. Nach Siedentopf heißen Teilchen, welche unterhalb der Auflösungsgrenze des Mikroskopes liegen, ultramikroskopische (gleichgültig, ob sie im Ultramikroskope sichtbar gemacht werden können oder nicht). Ultramikroskopische Teilchen, welche sich im Ultramikroskope sichtbar machen lassen, heißen submikroskopische (Submikronen). Ultramikroskopische Teilchen, welche sich im Ultramikroskope nicht sichtbar machen lassen, heißen amikroskopische (Amikronen). Submikronen sind stets größer als 5 $\mu\mu$. Für unsere Zwecke möchte ich noch als mikroskopische Teilchen diejenigen bezeichnen, deren Größe zwischen 100 μ und 0,1 μ liegt.

Weiter müssen noch ein paar Worte über den Begriff der Sole gesagt werden. Graham nannte seine nicht diffundierenden Kolloidlösungen Sole. Jetzt können wir sagen: Kolloide Lösungen in unserem Sinne kann man als Sole bezeichnen. Die Sole sind danach recht verschieden strukturierte Gebilde, denn ihre disperse Phase kann ja *F*, *Z* oder *Fl* sein. Und wir können weiter sagen, daß die Formart *Fl* oder *Z* eine zur Kategorie I, II oder III A gehörende Flüssigkeit sein kann.

Eine Art von kolloiden emulsoiden Lösungen, welche eine große Rolle in der Zelle spielen, sind diejenigen Lösungen lyophiler Kolloide von der Bauart *(Z* und *Fl)*, bei denen die disperse Phase *Z* aus Tröpfchen einer Lösung des lyophilen Kolloids (z. B. der Amylose oder des Hühnereiweißes) in so wenig Wasser besteht, daß man auch von einer Lösung von Wasser in der Substanz (z. B. amy-

[1]) „Dispersionsmittel" heißt die in sich zusammenhängende, disperse Phase die darin in getrennten Teilen vorhandene Phase.

losige Wasserlösung oder, wie ich auch sagte, Hydrohyl der Amylose — Arth. Meyer 1906, S. 341) reden kann. Wenn derartige kolloide Lösungen noch die Eigenschaft haben, im Ultramikroskope homogen zu erscheinen, können wir sie homogene lyophile Hydrosole, kurz Lyosole, nennen.

Wenn wir später die Frage diskutieren wollen, ob der Protoplast oder ein Bestandteil desselben eine kolloide Lösung genannt werden darf, oder was dasselbe sagt, ob sie die charakteristischsten Eigenschaften der Sole besitzen, so müssen wir natürlich darüber klar sein, woran wir ein Sol erkennen können. Wir können meist leicht entscheiden, ob ein Gebilde zu den groben Dispersionen gehört, da nach unserer Definition die disperse Phase der Suspensionen und Emulsionen mittels des Mikroskopes erkannt werden kann. Wenden wir die stärksten Vergrößerungen und das Hellfeld bei kleiner Blende und schiefer Beleuchtung an, so werden Gebilde von 0,1 μ Größe noch bemerkbar, solche von 0,2 μ Größe leicht ihrer Form nach zu erkennen sein, wenn sie genügend stark lichtbrechend sind.

Bei Hervorhebung der wichtigsten Eigenschaften der kolloiden Lösungen müssen wir selbstverständlich beachten, daß eine scharfe Grenze zwischen den zu vergleichenden Lösungen und Flüssigkeiten nicht besteht, daß unsere nach dem Dispersionsgrade der dispersen Phase festgelegten Grenzen willkürliche sind, aber wir können doch die Eigenschaften, welche den zweifellos von allen Forschern als Kolloide bezeichneten Lösungen zukommen, hervorheben und mit den Eigenschaften der typischen molekulardispersen Lösungen in Vergleich setzen.

Typische kolloide Lösungen lassen ihre disperse Phase bei der Dialyse nicht durch dichte Membranen hindurchtreten, z. B. nicht durch dichteste Pergamentpapiere und Kollodiumhäute (Ostwald 1912, S. 14, Zsigmondy 1912, S. 31).

Wässerige Lösungen, deren disperse Phase durch solche Membranen nicht hindurchtreten, dürfen wir zu den Kolloiden rechnen.

Sicherer lassen sich die Kolloide durch Ultrafiltration charakterisieren. Wässerige Lösungen, deren disperse Phase bei 1 bis 20 Atmosphären Druck ein Ultrafilter nicht passiert, dessen Porengröße zwischen 0,001 μ und 0,1 μ liegt, sind als kolloide anzusprechen.

In beiden Fällen ist natürlich die Frage der Adsorption im Auge zu behalten.

Sehr wichtig zur Charakterisierung der Kolloide sind ein paar optische Eigenschaften dieser Lösungen. Makroskopisch läßt sich das Eintreten des Tyndall-Phänomens als Charakteristikum verwenden. Verdünnte kolloide Lösungen bewirken, daß der Strahlengang des Lichtes sichtbar wird, wenn man einen Lichtkegel durch eine solche kolloide Lösung hindurchtreten läßt, und das zerstreute Licht dieses Lichtkegels ist linear polarisiert. Das Phänomen tritt ein, wenn die disperse Phase einen größeren Brechungsexponenten besitzt als das Dispersionsmittel und ihre Teilchen klein sind gegen die Lichtwellen. Die lineare Polarisation läßt sich mit einem Nikolschen Prisma nachweisen.

Für mikroskopisch kleine Objekte läßt sich eine gleiche Charakteristik mittels des Kardioidkondensors von Zeiß oder des konzentrischen Spiegelkondensors von Leitz (Jentsch) durchführen. Ist in einer Lösung mittels der stärksten Vergrößerungen im Hellfelde keine Inhomogenität zu erkennen, und findet man in ihr bei der Untersuchung im Dunkelfeld gleichmäßig verteilte leuchtende Partikel, so liegt eine kolloide Lösung vor. Unter Umständen kann man auch hier die Polarisation des Lichtes nachweisen. Läßt sich in einer Lösung keine optische Heterogenität nachweisen, so ist damit nicht gesagt, daß die Lösung nicht kolloid sei, denn es kann der Unterschied der Brechungsexponenten des Dispersionsmittels und der dispersen Phase so gering sein, daß die Sichtbarmachung der letzteren auch im Dunkelfelde unmöglich ist.

Ein recht allgemeingültiges Kennzeichen ist die Möglichkeit der Ausfällung der kolloiden Lösungen durch Elektrolytzusatz (Matula 1913, S. 244), aber der Unterschied zwischen Ausflockung der Sole und der Niederschlagsbildung der molekulardispersen Lösungen ist nicht groß genug, um, selbst bei mikroskopischer Untersuchung der Fällung, eine sichere Unterscheidung beider Lösungen zu ermöglichen.

Eine Eigenschaft, welche nur den Hydrosolen (d. h. Solen, welche als Dispersionsmittel Wasser enthalten) der Eiweißkörper zukommt, die auch nicht bei irgendeiner molekulardispersen Lösung beobachtet wurde, ist die der Hitzekoagulation. Wenn man konzentrierte Eiweißlösungen erhitzt, so erstarren sie, während aus verdünnten Lösungen unter Umständen die veränderte Substanz in Flocken ausfällt. Der Vorgang der Hitzeveränderung kolloider Substanzen ist irreversibel, wie auch die Koagulation der Eiweißsole durch manche Schwermetallsalze, ja auch die Veränderung des durch Alkohol, Aceton usw. anfangs in reversiblem Prozeß gebildeten Niederschlages durch lange Einwirkung derselben Reagentien. Die Hitzekoagulation ist sicher keine Eigenschaft, welche direkt mit dem Dispersitätsgrade der Eiweißsubstanz zusammenhängt, deshalb auch kein direktes Kennzeichen für die Kolloidnatur einer Lösung, aber da keine molekulardisperse wässerige Lösung bekannt ist, welche das gleiche zeigt, wenigstens keine, die eine zähe formbeständige Masse bei der Erhitzung bildet, so darf man wohl vermuten, daß eine wässerige Lösung, welche die typische Erscheinung der Hitzekoagulation zeigt, ein Sol ist.

Eine Eigenschaft, welche bei Hydrosolen sehr stark entwickelt sein kann, ist die innere Reibung. Freilich haben wässerige suspensionskolloide Lösungen meist fast nur die innere Reibung des Wassers, aber dafür haben emulsoide Lösungen eine relativ große innere Reibung. 1% Gelatine erhöht z. B. die Viskosität des Wassers um ungefähr 29%, während 1% Rohrzucker nur 2,45% und 1% Kochsalz nur 1,6% Erhöhung der Viskosität herbeiführt. Wir können also, wenn wir wässerige Lösungen von sehr großer innerer Reibung bei geringer Konzentration an Trockensubstanz vor uns haben, vermuten, daß sie Sole sind. Aber die relativ große innere Reibung ist kein sicheres Kennzeichen dafür,

daß ein Sol vorliegt, denn die innere Reibung ist wesentlich nur von der chemischen Natur der dispersen Phase des Hydrosols, nicht wesentlich von dem Dispersionsgrade derselben abhängig. Es könnte demnach an sich eine sehr zähflüssige wässerige Lösung ein zweiphasiges Sol wie eine einphasige molekulardisperse Lösung sein. Wenn jedoch die Erhöhung der inneren Reibung des Wassers durch Lösung eines Körpers in ihm unverhältnismäßig größer ist als es nach Erfahrung an den echten Lösungen zu erwarten ist, so ist es höchst wahrscheinlich, daß er in kolloider Lösung vorliegt. Jedoch läßt sich ohne Bestimmung der Konzentration einer zähflüssigen Lösung kein sicheres Urteil darüber fällen, ob sie von diesem Gesichtspunkte aus eine kolloide oder molekulardisperse Lösung zu nennen ist.

Nach Graham spricht die Kolloidchemie auch von Gelen, ohne eine exakte Definition dieses Begriffes zu geben. Zsigmondy sagt (1912, S. 6): „Eine bemerkenswerte Eigenschaft vieler kolloider Lösungen ist ihre Fähigkeit, bei Entfernung des Lösungsmittels oder unter dem Einflusse von Salzen und anderen Fremdkörpern in gallertartige halbfeste Gebilde überzugehen. Aus Hydrosolen erhält man auf diese Weise Hydrogele, aus Alkosolen Alkogele usw.

Bei weiterem Eintrocknen erhält man anscheinend amorphe, feste Rückstände, die ihrerseits glasartig durchsichtig oder porös krümelig oder pulverförmig sein können. — Auch diese vom Wasser größtenteils befreiten Rückstände werden meist als Hydrogele oder allgemeiner als Gele bezeichnet, wenn sie sich im Lösungsmittel nicht mehr selbständig zerteilen.“ Das durchaus Richtige, was Zsigmondy hier sagt, spricht sehr dafür, daß man dieses so vieldeutige Wort Gel in der Kolloidchemie besser nicht mehr gebrauchen sollte und lieber von aus Solen entstehenden Gallerten (auch Trockengallerten[1])) und festen homogenen Rückständen usw. sprechen sollte. Jedenfalls ist mit dem Ausspruche, ein Gebilde sei ein Gel, nur ungefähr gesagt, daß es aus einem Sol entstanden ist.

Uns interessieren hier nur die Gallerten, vorzüglich solche, welche aus Hydrosolen entstehen. Gallerten im allgemeinen können aus Solen mit der dispersen Phase *Fl* oder *Z* hervorgehen, sie können sich unter Umständen auch dadurch bilden, daß aus einer molekulardispersen Lösung Trichite anschießen und sich verfilzen. (Flade 1913.)

Dann aber kann ihre Struktur je nach der Art der Zusammenlagerung der verschiedenartigen Elemente der Sole eine ganz verschiedenartige werden. Wie ich es früher (Arthur Meyer 1913) schon beschrieben habe, können schon bei den uns hier am meisten interessierenden Hydrogallerten die Verschiedenheiten groß sein. Es mag dieses an einigen Beispielen gezeigt werden.

Es gibt unter den Kohlehydraten und Eiweißkörpern chemische Individuen, deren wässerige kolloide Lösungen anscheinend die Eigenschaft haben, sich bei bestimmten Temperaturen in 2 Phasen, eine zähflüssige, *Z*, und eine leichtflüssige, *Fl*, zu spalten. Die

[1]) Siehe Arthur Meyer, 1913, S. 21.

bekanntesten dieser Körper sind das Glutin (Gelatine), die Gelose (Agar) und die Amylose.

Alle drei Stoffe sind wesentliche Bestandteile von strukturierten ergastischen Gebilden der Zellen. Die Gelatine entstammt der Zwischensubstanz der Knochenzellen usw., der Agar der Zwischensubstanz (Membran) des Zellgewebes gewisser Florideen, die Amylose den von den Chromatophoren aus löslichen Zuckerarten gebildeten Stärkekörnern.

Wenn wir annehmen, daß in den entmischten kolloiden Lösungen dieser Art stets zwei Phasen von der Formart *Z* und *Fl* vorkommen, wovon die eine oder die andere als Dispersionsmittel dienen kann (wir setzen in unserer Formel das Dispersionsmittel immer nach) und eine der Formarten immer in Tropfenform vorhanden ist, so können wir folgende Hauptmöglichkeiten für den Bau von Gallerten, die aus solchen kolloiden Lösungen entstehen, konstruieren.

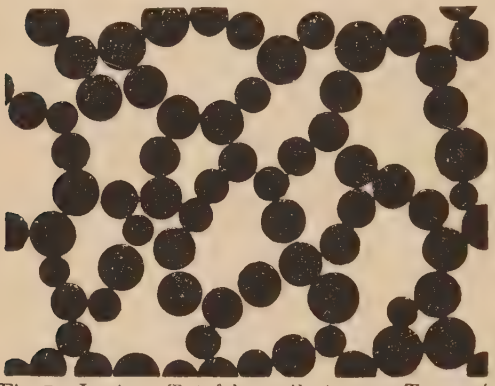


Fig. 7. Lockere Tröpfchengallerte vom Typus *A*.

Zuerst können wir die zwei Möglichkeiten anführen, welche Hardy (1900, S. 327) bei Untersuchung seines sehr interessanten ternären Systems (Gelatine + Wasser + Alkohol) beobachtete, welches über 20 Grad klar und homogen war, aber bei tiefer Temperatur die Phasen *Z* und *Fl* erkennen ließ. Die Phase *Z* ist nach Hardy eine feste Lösung von Wasser mit einer Spur Alkohol in Gelatine, die Phase *Fl* von wenig Gelatine in viel Wasser + Alkohol.

Bei 13,5 % Gelatine in einem Gemische von gleichen Volumen absolutem Alkohol und Wasser bildet diese kolloidale ternäre Lösung eine lose Gallerte aus, welche aus 3 μ großen Tropfen von *Z* besteht, die aneinander kleben, ein loses Gerüste aus kugeligen in Reihen aneinanderklebender Tropfen der Phase *Z* darstellend. Bei schnellerer Abkühlung mit Äther fielen die Tropfen viel kleiner aus. In Figur 7 ist ein Schema des Baues solcher Gallerten dargestellt. Den Gallerttypus wollen wir mit A bezeichnen.

Gallerten vom Typus A, bei denen sich die Tropfen gerade berühren (Fig. 8), wollen wir als dichte Tröpfchengallerten vom Typus A bezeichnen.

Bei hohem Gelatinegehalt der kolloiden Gelatinelösung soll nun weiter nach Hardy eine Gallerte entstehen, in welcher die Phase *Z* eine homogene Masse bildet, in welcher die Phase Fl in Tröpfchen eingeschlossen ist; bei 36,5 % Gelatinegehalt und langsamem Abkühlen sollen die Tröpfchen der Phase *Fl* 10 μ messen. Diese Gallerte von der Formel (*Fl* + *Z*) ist in Fig. 9 schematisch dargestellt. Wir wollen ihren Bautypus mit B bezeichnen.

Selbstverständlich ist dieser Typus nicht als Wabenbau (Ostwald, 1909, S. 355) zu bezeichnen.

Nun wäre aber noch die Möglichkeit denkbar, daß die Tröpfchen der Phase *Fl* sich stark vergrößerten und die disperse Phase der Fig. 9 zu Lamellen zwischen den Tropfen gedehnt würde; es entstände dann die in Fig. 10, b dargestellte Wabenstruktur. Eine Wabenstruktur ($Z + Fl$) könnte man sich in analoger Weise entstanden denken.

Bütschli stellt sich den Bau der Gallerten folgendermaßen vor. Er sagt (1895, S. 36): „d. h. die Substanz der quellbaren Körper ist dicht durchsetzt von äußerst kleinen, in der Regel einen Durchmesser von ca. 0,1 μ nicht überschreitenden Hohlräumchen, die nach den Gesetzen der Schaumbildung zusammengefügt sind, dementsprechend also durch sehr zarte Lamellen der Substanz des quellbaren Körpers voneinander geschieden werden."

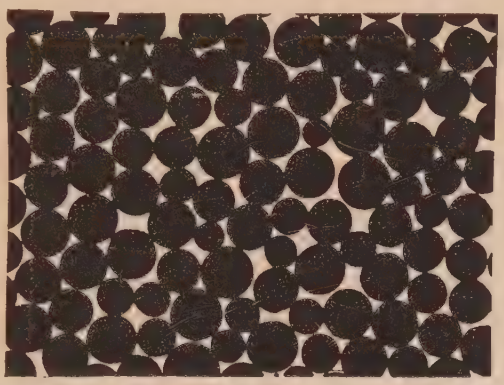


Fig. 8. Dichte Tröpfchengallerte vom Typus *A*

Es ist das also eine Wabenstruktur der Formel ($Fl + Z$), die wir als Bautypus *E* bezeichnen wollen (Fig. 10, b). Die Phase *Z* bildet die Wabenwände; die Waben sind erfüllt von der Phase *Fl*.

Damit sind wohl die einfachsten Baumöglichkeiten unserer Gallerten erschöpft. Alle diese Gallerten müssen schon infolge ihrer Struktur verschiedene Eigenschaften besitzen.

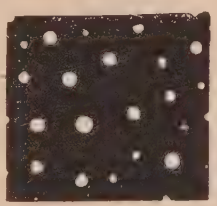


Fig. 9. Gallerte der Formel ($Fl + Z$) vom Typus *B*.

Alle diese zweiphasigen Gebilde sind Gallerten zu nennen. Dagegen würde es unzweckmäßig sein, ein Gebilde, welches z. B. dadurch entstände, daß Tröpfchen, welche die disperse Phase *Z* einer Gallerte $Z + Fl$ bilden, zu einer einphasigen Masse zusammenflössen, welche elastisch und zähe sein müßte, eine Gallerte zu nennen. Eine solche Masse würde trotz ihrer Elastizität nur als sehr stark viskose, kolloide Lösung zu bezeichnen sein. Gelatine würde sich mit sehr wenig Wasser bei 100° z. B. in eine solche Lösung verwandeln.

Demgegenüber kann man Gebilde mit Gallerteigenschaften, welche entstehen, wenn sich aus einer molekulardispersen Lösung ein dichtes Gewirr oder festes Netz von Trichiten, überhaupt zarten, biegsamen Kristallen ausscheidet, welches das Dispersionsmittel zwischen sich einschließt, zu den Gallerten der Formel $F + Fl$ rechnen. Solche Gallerten, deren Schema in Fig. 11 dargestellt ist, sind, wie gesagt, bekannt (siehe Flade, 1913).

Auch die von mir genauer untersuchten Amylosegallerten sind

sicher Tropfengallerten der Formel $Z + Fl$ vom Typus *A*. Sie haben aber einen noch komplizierteren Bau als die in den Schemata dargestellten Gallerten, und wir wollen deshalb auch auf sie, als ein gutes Beispiel für die weiter möglichen Komplikationen, eingehen.

Läßt man durch Lösung von Arrowrootkleister in Wasser bei 138° entstandene kolloide Lösungen verschiedener Konzentration bei verschiedenen Temperaturen zu Gallerten erstarren, so entstehen durch verschiedenartiges Zusammenlagern und Zusammenfließen der in den Lösungen enthaltenen kleinen, meist amikroskopischen Tröpfchen der Formart *Z* (die aus einer zähflüssigen Lösung von Wasser in Amylose bestehen), welche die disperse Phase der kolloiden Amyloselösung bilden, folgende Gallertarten.

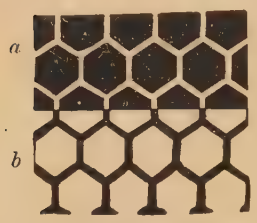


Fig. 10. *a*) Wabenstruktur *(Z + Fl)*, Typus *J*; *b*) Wabenstruktur *(Fl + Z)*, Typus *E*.

1. Die einfache Netzgallerte. Sie entsteht dadurch, daß sich sehr kleine, meist ultramikroskopische Tröpfchen zu meist 0,5 bis 0,2 μ großen, unregelmäßig gestalteten Konglomeraten zusammenlegen (Körnchen), und diese dann durch lockeres Aneinanderlagern eine Körnchengallerte bilden. Die großen Netzfäden der Doppelnetzgallerte Fig. 12 bestehen aus dieser einfachen Netzgallerte.

2. Eine Doppelnetzgallerte entsteht, wenn sich in der einfachen Netzgallerte durch Kontraktion der netzigen Masse zu einem groben Fadennetze neue größere, überall korrespondierende Hohlräume bilden (Fig. 12).

Fig. 11. Gallerte aus Trichiten (Schema).

3. Kugelgallerten entstehen dadurch, daß sich aus den meist ultramikroskopischen Tröpfchen der kolloiden Lösung durch Zusammenfließen große Kugeln bilden, welche Körner einschließen. Die Kugeln (Fig. 13), deren Durchmesser meist im Maximum ungefähr 8 μ beträgt, und die in einer Gallerte sehr verschiedene Größe annehmen können, legen sich mehr oder weniger dicht aneinander.

4. Gemischte Gallerte. Sie besteht aus Kugeln, zwischen denen sich Netzgallertmasse befindet.

Aus allem, was hier gesagt wurde, geht hervor, daß man ohne genaue Untersuchung eines gallertartigen, wasserhaltigen Gebildes nichts Genaues über dessen Bau aussagen kann, noch nicht einmal wissen kann, ob man es zu den „Gallerten“ rechnen darf.

Fragt man sich nun, zu welcher Kategorie der dispersen Gebilde man die nackte Zelle stellen darf, deren Schema wir in Fig. 5 darstellen, so wird man sagen: zu keiner allein. Die nackte Zelle ist eine äußerst heterogene, äußerst vielphasige Flüssigkeit. Wir finden in ihr oft mehrfach ineinandergeschachtelt, Lösungen der Kategorie I, II und III, A, B und C. Wir sehen in ihr verschieden zusammengesetzte molekulardisperse Lösungen, z. B. in Form der Zellsafttropfen, welche den größten Teil einer Zelle der Pflanze

einnehmen können oder zur Größe von 0,1 μ hinabsinken können. Homogene Flüssigkeiten zeigen sich uns z. B. in Form von Fetttropfen und Sekrettropfen.

Als Tropfen kolloider Lösungen kommt z. B. Glykogen nicht selten in den Zellen vor, und Oxalatkristalle mögen als Beispiel für im Zytoplasma liegende feste Partikel angeführt werden. Außer solchen ergastischen Gebilden darf man für bestimmte Vergleiche im Gesamtprotoplasten auch die Organe Zellkern und Chromatophoren als im Zytoplasma suspendierte Tropfen ansehen, wie es z. B. Berthold (1886) tat.

Fig. 12. Doppelnetzgallerte im Dunkelfelde, 1000fach vergr.

Prowazek will wohl ähnliches (1910, S. 50) ausdrücken wie wir, wenn er schreibt: „Das Protoplasma besitzt im allgemeinen Kolloidnatur, es ist ein heterogenes Gemenge von Lösungsmittel (Dispersionsmittel) und feinsten Suspensionen, bzw. Emulsionen, in einem gewissen Sinne kann man es eine „Pseudolösung" nennen."

Auch Berthold (1886, S. 64) sagt Ähnliches mit folgenden Worten: „Auf Grundlage der tatsächlichen Befunde über die feineren Strukturverhältnisse des Plasmakörpers und ihrer unbefangenen Würdigung, der Resultate der in den folgenden Kapiteln niedergelegten Untersuchungen und Ausführungen, die ihren Hauptergebnissen nach hier gleich antizipiert werden mögen und schließlich auf Grundlage allgemeiner theoretischer Überlegungen ergibt sich vielmehr die Auffassung, daß die Grundmasse des Plasmakörpers und die verschiedenen Einschlüsse desselben, seine Organe mit ihren verschiedenartigen Differenzierungsprodukten höchst komplizierte Gemische sind, daß also der Plasmakörper in seiner Gesamtheit als eine Emulsion von mehr oder weniger flüssiger Konsistenz aufzufassen ist."

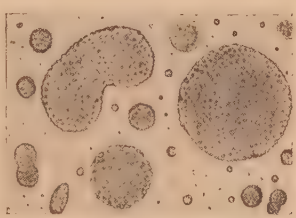


Fig. 13. Isolierte Kugeln aus einer Kugelgallerte im Helfield.

Bei der Kompliziertheit des dispersen Systems „Zelle" und dem Wechsel seiner Eigenschaften treten bei Vergleichung der nackten Zelle mit toten, einfachen dispersen Systemen nach verschiedenen Richtungen in der Tat Analogien hervor, und es werden solche Vergleiche immer Bedeutung behalten. In manchen Fällen treten Eigenschaften, welche die nackte Zelle infolge davon, daß sie eine grobe Dispersion ist, besitzen muß, deutlich in Erscheinung. In vielen Fällen dominiert die Emulsionsstruktur durch die reichlich im Zytoplasma eingeschlossenen tropfenförmig abgerundeten Flüssigkeitseinschlüsse ergastischer Natur.

Viel seltener nimmt ein kleinerer oder größerer Teil des Zytoplasmas Schaumstruktur (Wabenstruktur) an. Es geschieht das z. B.

dann, wenn das als Dispersionsmittel dienende Zytoplasma zu feinen Lamellen ausgezogen und Tropfen von Zellsaft, die in dem Zytoplasma liegen und die disperse Phase bilden, gegeneinander abgeplattet werden. Wo eine solche Schaumstruktur vom Typus *E* (Fig. 9, b) im Zytoplasma zustande kommt, wird das Zytoplasma der nackten Zelle auch Eigenschaften der Flüssigkeitsschäume annehmen, und es ist selbstverständlich, daß bei Vergleichung von Protoplasten, in denen eine solche Schaumstruktur vorherrscht, mit einfachen zweiphasigen Schäumen des Baues *Fl+Z* deutliche Analogien zutage treten müssen. Ein solcher typischer „Zytoplasmaschaum" findet sich bei manchen Algen, z. B. bei Cladophora. Rhumbler betrachtet nach dem Vorgange von Bütschli (1892, 1911) das „Protoplasma" als „heteromorphes Spumoid", hält also die durch ergastische Flüssigkeitseinschlüsse hervorgebrachte typische Schaumstruktur für eine allgemein vorkommende Struktur des Protoplasten selbst und behandelt sie deshalb (1914, S. 524) eingehend. Wenn er sie für eine das Leben unbedingt notwendige Struktur des Zytoplasmas hält, so nimmt er an, daß sie das Zytoplasma überall besäße. Demgegenüber ist zu betonen, daß typische Schaumstruktur in Pflanzenzellen und wohl auch in tierischen Zellen seltener vorkommt als es z. B. nach den, zum Beweis für eine hier nicht zu erörternde Anschauung, gemachten Angaben von Bütschli (1892 usw.) der Fall zu sein scheint.

Fig. 14. Kern des roten Blutkörperchens von Rana esculenta. Nach Bütschli 1892, Taf. V, Fig. 5b. Nur der Kern ist kopiert; Vergrößerung ungefähr 3000fach.

Bütschli sieht Schaumstruktur in vielen Objekten, welche eine solche (in unserem Sinne) sicher nicht besitzen. So findet er sie z. B. im Zellkerne des Regenwurmes (Fig. III, Taf. 8, 1892) und des roten Blutkörperchens von Rana esculenta (S. 83), dessen Wabenbau Bütschli so darstellt, wie es die Kopie seiner Zeichnung in Fig. 14 wiedergibt. O. Hertwig (1912, S. 22) sagt ganz richtig, daß für den Kern die Wabentheorie nicht zutreffe.

Ferner fand Bütschli (1893) die Stärkekörner wabig gebaut und bildete den Wabenbau auf S. 92 seiner Abhandlung ab. Ich habe diese Angabe 1895 (S. 156), 1896 (S. 328) und 1913 besprochen und die Unrichtigkeit der Beobachtung nachgewiesen. Ich erwähne diese Tatsachen hier nur, um den Satz zu stützen, daß die Angaben Bütschli's über die Schaumstrukturen mit größter Vorsicht zu gebrauchen sind. Es würde eine besondere Aufgabe sein, nachzuweisen, was Bütschli in jedem Einzelfalle zu der Ansicht veranlaßt hat, daß ein Protoplasma Wabenstruktur zeige. Mit Sicherheit habe ich den Grund für Bütschli's Wabenstruktur des Protoplasten der Bakterien nachweisen können.

Bütschli hat 1890, 1892 (S. 75) und 1896 behauptet, der Protoplast der Bakterien und Zyanophyceen besäße durchaus Wabenstruktur und führt als Beispiel auch den Bau von Spirillum undula an. Er sagt 1892 S. 75: „Ich hätte mich begnügt, hier auf jene Arbeit (1890) einfach hinzuweisen, als Beweis, daß auch diese Organismen, welche in vieler Hinsicht die größte Einfachheit des Baues zeigen, die Wabenstruktur der lebendigen Sub-

stanz erkennen lassen —". Und 1896, S. 64: „In jüngster Zeit habe ich denn auch gelegentlich bei Spirillum undula und volutans — den Wabenbau recht deutlich gesehen.

In Fig. 15 ist eine Kopie einer Abbildung, die Bütschli von Spirillum undula gibt, mitgeteilt, welche den Wabenbau der Bakterienzelle illustrieren soll. Das Bild ist nach einem Präparate gezeichnet, welches mit Hämatoxylin gefärbt war. Meine Untersuchungen dieser Spezies haben gezeigt, daß deren Zellen zweierlei Einschlüsse enthalten, Volutinkörner und Fettropfen. Die letzteren werden durch Hämatoxylin nicht gefärbt, während das Volutin gefärbt hervortritt. Das Bild zeigt uns also in den hellen Stellen die von Öltropfen eingenommenen Räume, in den Punkten die Volutinkörner und in den Lamellen das Zytoplasma des Bakteriums. Die Fettropfen waren bei allen Exemplaren, die ich lebend beobachtete, kugelförmig, sie werden aber, wenn man die Präparate mit Alkohol behandelt oder antrocknet und in Kanadabalsam oder Damar einschließt, leicht gegeneinander abgeplattet. Hier ist also der Bau der nackten Zelle eigentlich ein normal emulsionsartiger, durch kugelförmige ergastische Gebilde veranlaßter. Jedenfalls geht aus diesen sicher gestellten Tatsachen hervor, daß Bütschli's Waben hier Fettvakuolen sind und es ist zu vermuten, daß sie noch öfter solche gewesen sein werden. Ich verweise bezüglich der Fettvakuolen der Bakterien auf die Darstellung in meinem Buche „Die Zelle der Bakterien, 1912, S. 214 und 188.

Fig. 15. Spirillum undula mit angeblicher eigentlicher Wabenstruktur des Protoplasten. Nach Bütschli 1896, Fig. 18, Taf. III.

Es würde keinen Zweck haben, auf die Dispersionsverhältnisse der verschiedenen Bestandteile der nackten Zelle hier einzeln einzugehen. Es ist vorteilhafter, wenn wir diese Frage für die verschiedenen Organe, alloplasmatischen Gebilde und ergastischen Gebilde später gesondert behandeln.

Es mag nur betont werden, daß die Gesamtheit der unbehäuteten Zelle nicht eine einheitliche Emulsion oder einheitliche Suspension oder einheitliche kolloide Lösung, einheitliche homogene Flüssigkeit oder molekulardisperse Lösung ist, sondern daß sie aus allen diesen Formarten in der verschiedensten Weise zusammengesetzt ist, so daß an der einen Stelle der Zelle die eine, an der anderen die andere Formart liegt, und die verschiedensten Formarten gemischt vorkommen.

Wir werden sehen, daß diejenige disperse Phase, die aus ergastischen Gebilden besteht, leicht zu definieren ist, während die Dispersionsmittel, Zytoplasma, Zellkern, Chromatophoren, so komplizierte Eigenschaften besitzen, daß wir auf eine äußerst komplizierte Struktur dieser Gebilde schließen müssen, daß wir diese Flüssigkeiten als durchaus physiologisch wesensverschieden von den ergastischen Gebilden, welche die disperse Phase bilden, betrachten müssen.

Wir müssen also sagen, das Zytoplasma, der Zellkern, die Chromatophoren bilden mitsamt den in ihnen liegenden dispersen

ergastischen Gebilden wohl auch eine sehr heterodisperse „grobe Dispersion“ und zeigen dementsprechend auch Eigenschaften einer solchen, aber die durch diese grobe Inhomogenität bewirkten Eigenschaften sind unwichtig gegenüber denjenigen Eigenschaften, welche diese Dispersion infolge der Sondereigenschaften des Dispersionsmittels aufweist. Das Problem liegt also hier ganz besonders in der Erforschung der Struktur des Dispersionsmittels, zuerst in der Erforschung der Struktur des Zytoplasmas. Daß dieses die kolloidchemischen Eigenschaften einer amikroskopischen emulsoiden wässerigen Lösung besitzt, werden wir später sehen.

V. Die Einteilung der mikroskopisch sichtbaren Formelemente der Zelle auf Grundlage ihrer Bedeutung für die Leistung der Zellmaschine und auf Grundlage ihrer Ontogenese.

Die Zellen der Pflanzen und Tiere besitzen in der Regel nur einen Zellkern, doch können sie auch mehrere enthalten. Wir unterscheiden danach einkernige Zellen, deren Protoplasten wir einen Monoplasten und mehrkernige Zellen, deren Protoplasten wir einen Polyplasten nennen wollen.

Über Polyplasten, Konzellien usw. habe ich in Kapitel VII, 5 etwas eingehender gesprochen und verweise auf das dort Gesagte. Wir wollen im allgemeinen nur die einkernigen Zellen behandeln, da diese den Charakter der Zelle in einfachster Form und klar zeigen. Die Übertragung des an der einkernigen Zelle Gelernten auf die vielkernigen Zellen usw. ist ohne Schwierigkeiten auszuführen. Wenn wir also in dem Folgenden von Zelle reden, so meinen wir, wenn nichts anderes bemerkt wird, stets die einkernige Zelle.

Die Zellen der Organismen sind im wesentlichen gleichartig gebaut, so daß wir für diesen Bau ein Schema aufstellen können. Ich habe dieses Schema des Baues der Zellmaschine schon mehrfach gebracht (1896 c, S. 212; 1898, S. 18; 1915, S. 12; 1912, S. 33) und will es auch hier wieder als Disposition für die Schilderung der Zellmaschine und ihrer Formelemente oder Maschinenteile benutzen. Es lag auch schon unserer Fig. 5 zugrunde.

Wir unterscheiden an jeder Zelle zweierlei onthogenetisch und physiologisch ganz verschiedenartige Formbestandteile, deren Auseinanderhaltung für das Verständnis der Struktur und der Leistung der Zelle von allergrößter Bedeutung ist:

1. Die ergastischen Gebilde und 2. die Gebilde des Protoplasten. Es wird eine wichtige Aufgabe für alle diejenigen sein, welche tiefer in den mikroskopischen und amikroskopischen Bau und in deren Beziehung zur Leistung der Zelle eindringen wollen, zu untersuchen, welche Gebilde der Zelle zu der einen oder der anderen Kategorie gehören. Denn die toten, ergastischen Gebilde sind es, welche vollkommen mit den jetzigen Methoden der Physik und Chemie untersucht werden können, und es wird nur durch Ausschließung dieser uns dem Wesen nach genau bekannten Gebilde aus dem Bilde der Zelle das klarer hervortreten, was als lebender Protoplast und vererbbare Struktur zu betrachten ist.

Wir unterscheiden also an jeder Zelle I. die ergastischen Gebilde und II. den Protoplasten.

Die ergastischen Gebilde sind mikroskopisch erkennbare Formelemente der Zelle, welche in oder an dem Protoplasten völlig neu entstehen können und aus relativ einfachen anorganischen oder organischen chemischen Verbindungen oder Gemengen derselben in gasförmiger, flüssiger oder fester Form bestehen. Sie sind stets vom Protoplasten ausgeschieden und zeigen auch mikrochemisch, entsprechend ihrer verschiedenartigen chemischen Natur, die verschiedenartigsten Eigenschaften.

Der Begriff der ergastischen Gebilde ist von mir (1896 c) aufgestellt worden und deckt sich nicht völlig mit dem des Metaplasmas von Hanstein oder Heidenhain, auch nicht mit dem des Paraplasmas von Kupffer.

Hanstein sagt (1868, S. 710): „Indem ich mich dieser Unterscheidung anschließe, halte ich für erforderlich, nun auch die dem eigentlichen Protoplasma, welches unzweifelhaft auch schon im jüngsten Zellkeim organisch gestaltet ist, eingebetteten, noch ungestalteten Bildungsstoffe, die zuerst das Material zu Zellwand und Zellinhalt ausmachen, und später als im Zellraum aufgehäufte assimilierte Stoffe verschiedener Art (Amyloidstoffe, Eiweiß usw.), vom Protoplasma mehr oder weniger unterscheidbar, zu allerlei Verwendung bestimmt sind, und unter dem Einfluß des Protoplasmas umgebildet werden, von diesem unter der Benennung „Metaplasma“ (Umbildungsstoff) zu unterscheiden.“

Man könnte also sagen, daß Hanstein nicht nur unsere ergastischen Gebilde, sondern auch das, was wir später als ergastische Stoffe bezeichnen werden, nur begrifflich von dem Protoplasma trennt und unter dem Namen Metaplasma zusammenfaßt, während für die ergastischen Gebilde ihre deutlich mikroskopisch erkennbare Abgrenzung vom Protoplasten gefordert wird.

Heidenhain sagt (1907, S. 47 und 48): „Die Protoplasmen sind Sitz der Entwicklung aktiver Kräfte, der Wärme und Bewegung, ferner Sitz der Produktion besonderer Stoffe, welche im Haushalte des Tierkörpers anderswo benötigt werden, ferner Sitz von Erregungen, welche durch Leitung von Ort zu Ort übertragen werden können. Aus allen diesen Gründen findet im Protoplasma ein lebhafter Stoffumsatz statt, oder es kann wenigstens ein solcher statthaben, und daher ist die Molekularstruktur der Protoplasmen in bekanntem Sinne jederzeit labiler Natur.

Die Metaplasmen sind im Gegensatz hierzu mehr passiver Natur, da sie berufen sind als Stützgerüste im weitesten Sinne zu dienen, also gegenüber Druck und Zug auf einem passiven Wege mechanische Widerstände zu leisten haben. Wärmebildung und Bewegung fehlen; die aktiven Leistungen (Selbstspannung) sind gering. Intermediäre Stoffwechselprodukte liefern die Metaplasmen nicht. Leistungsfähige Zustandsänderungen scheinen zu fehlen; dagegen ist Erregbarkeit auf adäquate Reize (Druck und Zug) vorhanden, da infolge der Einschränkung der physiologischen Leistungen der Stoffumsatz nur gering ist, ist der Molekularzustand der Metaplasmen gegenüber den Protoplasmen ein vergleichsweise stabiler, was in Ansehung der Stützfunktion biologisch notwendig erscheint. Assimilation findet vorzugsweise zum Zwecke des Wachstums und der fortschreitenden Differenzierung statt; die Dissimilation ist beschränkt, da die assimilierenden Stoffe nicht in merklichem Umfange als Quelle aktiver Energieformen (Wärme, Bewegung) zu dienen haben.“

Was Heidenhain Metaplasma nennt, sind also die Zwischensubstanzen der tierischen Zellen, welchen er noch protoplasmaähnliche Eigenschaften zuschreibt. Er sagt ja auch S. 47: „Ich habe jene lebende Materie, welche in den Stützsubstanzen zwischen den Zellen angetroffen wird, früher bereits als Metaplasma bezeichnet und bleibe nun dabei“ (Nr. 33, S. 621). Der Begriff seines

Metaplasmas hat also weder mit dem des Metaplasmas von Hanstein noch mit dem Begriffe der ergastischen Gebilde etwas zu tun. Kupffer will (1875, S. 232) „die hyaline Substanz das Paraplasma, die feinkörnig fibrilläre, das Protoplasma der Leberzelle des Frosches nennen". Er rechnet aber zu dem Paraplasma nicht etwa die „Fettpartikel" (S. 231) dieser Leberzelle und hält auch das Paraplasma Kupffers für eine „besondere Gestaltung des Protoplasmas in morphologischem Sinne" (S. 240). Danach ist auch der Begriff des Paraplasmas Kupffers verschieden von dem Begriffe der „ergastischen Gebilde der Zelle".

Auch Bottazi (1911—12, S. 29) grenzt durch seine Definitionen die Bestandteile der Zelle anders voneinander ab als ich, kommt aber meinen schon lange vor ihm, in älteren Arbeiten gegebenen Definitionen nahe.

Er sagt: „Unter diese Differenzierung des Protoplasmas" (das sind ihm in erster Linie „Kerne, Zentrosomen, Chloroplasten usw., die Neuro- und Muskelfibrillen, die Zilien der Flimmerzellen usw.") können wir auch die verschiedenen Arten von „Körnchen" (Granula) rechnen, wenn es sich um permanente und charakteristische Bildungen handelt; oft aber sind die Körnchen, deren Vorhandensein die mikroskopische Beobachtung ergibt, entweder künstlich, d. h. Produkte der Veränderung der Protoplasmakolloide, oder sie bestehen aus durch die Zelltätigkeit bereiteten Stoffen, in welchem Falle sie in die Kategorie der „Paraplasmatischen Differenzierungen" gehören. Mit dem Namen „metaplasmatische Differenzierungen" könnte man alle gestalteten oder amorphen Produkte der Stoffwechseltätigkeit des Protoplasmas charakterisieren, die nicht wesentlich aus lebender Substanz par excellence bestehen, mögen sie sich nun im Zelleib oder außerhalb desselben finden, sofern sie nur keine temporären, sondern dauernde Produkte darstellen. Metaplasmatische Strukturen und Stoffe sind also: die interzellularen Strukturen und Stoffe der Stützgewebe, die Kittsubstanzen, die Zellulosemembran, die intra- und extrazellularen Skelette, die Pigmentkörner usw. Endlich könnten durch den Namen „paraplasmatische Stoffe" die meisten amorphen, zuweilen aber auch gestalteten Materialien gekennzeichnet werden, die sich in den gut genährten Zellen in großer Menge vorfinden und im wesentlichen zur Ernährung dienende Reservestoffe darstellen: Fettröpfchen, Glkyogen, Stärkekörner, Aleuronkörner usw."

Hertwig (1912, S. 25) will statt Paraplasma oder van Beneden's Deutoplasma „innere Plasmaprodukte" oder Zelleinschlüsse sagen. Bidermann (1917) bezeichnet das, was ich seit 1896 als ergastische Gebilde zusammengefaßt habe, „in einem expreß zu diesem Zwecke verfaßten Artikel" als Sekrete.

Was von der Zelle nach Ausschluß aller ergastischen Gebilde übrig bleibt, nennen wir nun Protoplast. Unsichtbare ergastische Stoffe können dabei, wie wir später sehen werden, am Aufbaue des Protoplasten teilnehmen. Hanstein (1880) bezeichnete den ganzen Inhalt der Zellmembran Protoplasma, Zellenleib oder Protoplast. Strasburger gebrauchte das Wort Protoplasma für meinen Begriff (Lehrbuch der Botanik, 9. Aufl., 1908, S. 45). Verworn versteht (1909, S. 92) dagegen unter Protoplasma „den ganzen Inhalt der Zelle mit Ausnahme des Kerns." Hertwig (1912, S. 12) gebraucht den Namen Protoplasma für das, was wir Zytoplasma nennen.

Alle Gebilde, welche wir zum Protoplasten rechnen, zeichnen sich dadurch aus, daß sie sich nur durch Teilung vermehren können oder, daß sie sich aus nur durch Teilung vermehrbaren, nie vollständig neu entstehenden Gebilden durch direkte Umgestaltung bilden. Alle zum Protoplasten gehörenden Gebilde sind ferner

reizbar. Bemerkenswert ist es auch, daß alle diese Gebilde sich in mikrochemischer Beziehung relativ gleichartig verhalten.

Der Protoplast setzt sich, soweit wir bisher wissen, im kompliziertesten Falle aus 3 verschiedenartigen Gebilden zusammen, welche wir als protoplasmatische Organe des Protoplasten bezeichnen wollen. Der Name Organ soll die relativ große Bedeutung dieser Gebilde für die Leistung der Zellmaschine und die relativ große Selbständigkeit gegenüber dem Gesamtprotoplasten andeuten. Die drei Organe sind das Zytoplasma, der Trophoplast oder das Chromatophor und der Zellkern.

Das Zytoplasma ist das Organ des Protoplasten, welches Zellkern und Chromatophoren und die ergastischen Gebilde, welche nicht im Zellkern oder den Chromatophoren liegen, umschließt. Die Trophoplasten oder Chromatophoren sind Organe des Protoplasten, deren wichtigste Erscheinungsform die Autoplasten sind. Die Autoplasten sind farbige Trophoplasten, welche der Assimilation des Kohlenstoffs dienen, sie sind die Organe des Protoplasten für die Kohlenstoffassimilation der autotrophen Pflanzen. Die Trophoplasten können ferner noch zu Chromoplasten, solchen farbigen Trophoplasten, welche nicht assimilieren, und zu farblosen Leukoplasten werden. Trophoplasten finden sich bei allen autotrophen Pflanzen, fehlen heterotrophen allermeist und finden sich bei den Organismen, welche man als Tiere bezeichnet, allermeist nicht in den Zellen.

Der Zellkern ist dagegen ein Organ, welches, ebenso wie das Zytoplama, keinem Protoplasten fehlt. Besonders charakteristisch ist für dieses Organ, daß es bei der indirekten Teilung stets Chromosomen zeigt. Ferner ist recht charakteristisch, daß in dem Zellkern nie Fett oder Kohlehydrate als ergastische Gebilde ausgeschieden werden, während das eine oder das andere bei dem Zytoplasma und den Chromatophoren häufig geschieht.

Außer diesen Organen beobachten wir an vielen Protoplasten noch Gebilde, deren Ontogenese beweist oder es wahrscheinlich macht, daß sie durch direkte Umwandlung eines Organes oder eines Teiles eines solchen entstehen, deren Reizbarkeit sich ferner oftmals nachweisen läßt. Diese Formelemente habe ich alloplasmatische Gebilde genannt. Ich rechne dazu z. B. die Geißeln.

Nach dem Gesagten können wir also folgendes Schema über die Zusammensetzung der Zelle aus verschiedenartigen Formelementen aufstellen.

Die Zelle.

I. Der Protoplast. II. Die ergastischen Gebilde.

A. Die protoplasmatischen Organe.
   a) Das Zytoplasma.
   b) Die Trophoplasten.
   c) Der Zellkern.

B. Die alloplasmatischen Gebilde.

Diese hauptsächlich unter Berücksichtigung der Ontogenie und Leistung durchgeführte Einteilung der mikroskopisch erkennbaren Formelemente der Zelle ist wertvoll, weil sie ein Arbeits-

programm enthält, dessen Durchführung von großer Bedeutung für das Verständnis der Beziehungen zwischen Bau und Leistung der Zelle sein wird. Wir müssen ja, um ein Gebilde in dieses Schema einordnen zu können, dessen Ontogenie, dessen Physik, Chemie und Physiologie studieren, und es wird dann von Bedeutung für die allgemeine Auffassung eines Gebildes sein, wenn es seinen Platz im Schema gefunden hat. So führt dieses Schema zu einer analytischen Durcharbeitung der Zelle.

Es gibt nun noch eine Reihe von Formelementen der Zelle, über deren Zugehörigkeit zu einer oder der anderen Kategorie man bisher noch nichts ganz Sicheres aussagen kann. Solche Gebilde sind z. B. die Zentrosomen, ferner manche der verschiedenartigen als Mitochondrien bezeichneten Gebilde. Derartige Gebilde stellen wir dann dahin, wohin sie vermutlich gehören und geben unsere Gründe dafür an.

Die Schilderung des allgemeinen Baues der Zelle, die wir an der Hand dieses Schemas durchführen wollen, kann nur die Prinzipien, nach denen der Aufbau der verschiedenen Arten von Zellen erfolgt, die wir im Organismenreiche finden, in das Auge fassen. Sie kann nur dasjenige hervorheben, was für das Verständnis des Baues und der Leistung der im Einzelnen ungemein verschieden gestalteten Zellarten der Organismen unbedingt nötig ist. Schon die Zellarten, welche ein Individuum einer Blütenpflanze zusammensetzen, sind sehr verschiedenartig. Ich habe z. B. als allerwichtigste Zellarten, welche die Individuen der Angiospermen aufbauen (1915, S. 48), folgende bezeichnet: „Geschlechtszellen, Meristemzellen, Parenchymzellen, Kollenchymzellen, Sekretzellen, Drüsenzellen, Milchröhren, Siebröhren, Tracheen, Epiblemzellen, Epidermiszellen, Endodermzellen, Korkzellen, Interkutiszellen, Stereiden. Wenn man die Entwicklungsgeschichte und die Morphologie des definitiven Zustandes aller dieser Zellarten, welche sehr verschiedenartig gebaut sind, miteinander vergleicht, so findet man, daß nur die gesetzmäßig verschiedenartige Ausbildung der Formelemente, welche allen Zellen in einem bestimmten Entwicklungszustande zukommen, die Verschiedenartigkeit der Zellen bedingt. Faßt man den Bau und die Variationsmöglichkeiten der Formelemente aller Zellen der Organismen in das Auge, so kann man nach den wichtigsten Erscheinungen ein Bild „der Zelle“ ableiten, welches das Verständnis der so mannigfaltig gestalteten Zellarten ermöglicht. Dieses Bild wird um so richtiger und vollständiger, eine je größere Anzahl von Zellarten wir berücksichtigen. Es liegt aber in der Natur der Sache, daß ich mich in dieser Hinsicht sehr beschränken muß. Ich werde in erster Linie die Zellen der höheren Pflanzen, dann die der höheren Tiere und der Einzelligen als Modell für das Bild der Zelle benutzen müssen.

Die Zellen der Pflanzen sind durch das Vorhandensein der Trophoplasten, die Zellen der Tiere durch die reichliche Ausbildung alloplasmatischer Gebilde, die Zellen der Protozoen durch Häufung weitgehender und besonderer Ausgestaltung und Umgestaltung der Organe ausgezeichnet, da bei ihnen die eine Zelle manches leisten soll, was bei den vielzelligen Organismen einer Unzahl verschiedener Zellen und vielen Zellarten übertragen ist.

VI. Die ergastischen Einschlüsse des Protoplasten.

1. Die ergastischen Einschlüsse.

Wie ich schon im Kapitel V sagte, verstehe ich unter ergastischen Gebilden mikroskopisch erkennbare Formelemente der Zelle, welche ausschließlich aus rein chemischen Verbindungen bestehen, durch den Protoplasten völlig neu gebildet werden.

In diesem Buche werden wir uns nicht mit allen bekannten ergastischen Gebilden befassen, sondern zuerst einmal nur mit denjenigen, welche ich als Einschlüsse des Protoplasten bezeichne, nicht mit denjenigen, welche ich Ausscheidungen nenne. Einen Einschluß nennen wir jedes rings von der Substanz eines Organes des Protoplasten umschlossene ergastische Gebilde, während wir unter Ausscheidungen die von dem Protoplasten nach außen abgeschiedenen ergastischen Gebilde verstehen. Die Behandlung der Einschlüsse wird zur Klärung aller prinzipiell wichtigen Fragen genügen, welche die ergastischen Gebilde betreffen. Wir brauchen zu dem Zwecke auch nicht alle bekannten Einschlüsse der tierischen und pflanzlichen Zelle zu behandeln, müssen uns auch, um die Anschwellung dieses gegenüber dem Kapitel über den Protoplasten weniger wichtigen Abschnittes unserer Arbeit zu vermeiden, auf eine Anzahl der wichtigsten und bekanntesten Einschlüsse beschränken.

Vorzüglich da, wo ein bestimmtes ergastisches Gebilde in ganz verschiedenartiger Gestalt auftritt, ist es zweckmäßig, ein kurzes Wort zu besitzen, welches nur eine kleine Masse bezeichnet, von der Gestalt des Gebildes ganz absieht und in gleicher Weise für „Körnchen", „Granula", „Tröpfchen", „Fädchen" usw. gebraucht werden kann.

Ich will deshalb für ein Massenteilchen, welches mit unbewaffnetem Auge nicht, wohl aber mit dem Mikroskope erkannt werden kann, also größer als 0,09 Mikromillimeter ist, den Namen Ant (das Ant, die Ante) einführen. Der Name Ant bedeutet also ein mikroskopisch kleines Massenteilchen von beliebiger Gestalt, Zusammensetzung und Konsistenz. Das Wort ist, wie das Wort Gas, eine vollkommene Neubildung.

Wir dürfen also bei ergastischen Einschlüssen auch statt des Namens ergastisches Gebilde allermeist den Namen ergastisches Ant gebrauchen, denn der Durchmesser der Ante einkerniger Zellen überschreitet 100 μ selten; bei größeren Einschlüssen vielkerniger Zellen spricht man dann von Massen (z. B. hat die zentrale Zellsaftmasse von Valonia manchmal einen Längsdurchmesser von Zentimetern).

Es fragt sich nun zuerst, wie wir die ergastischen Gebilde erkennen und von alloplasmatischen und von Organen des Proto-

plasten unterscheiden können. Ein Beweis dafür, daß in einer bestimmten Antenart ergastische Gebilde vorliegen, ist erbracht, wenn in einem Organ (oder in einer bestimmten Stelle desselben), welches völlig frei von der in Rede stehenden Antenspezies ist, diese auftritt. Selbstverständlich müssen wir mit stärkster Vergrößerung, vielleicht auch mit dem Ultramikroskop arbeiten, und es können Fixierungs- und Färbemethoden unter Berücksichtigung der Tatsache, daß sich Jugendzustände eines ergastischen Antes anders verhalten können als Alterszustände, manchmal mit Erfolg angewendet werden.

Aber auch schon dadurch, daß ein Ant in einem oder mehreren nacheinander angewandten Reagentien völlig löslich ist, welche erfahrungsgemäß Organsubstanz nicht zu lösen vermögen (Osmiumsäurelösung, Alkohol, Äther usw.), ist der Beweis für die ergastische Natur des Gebildes erbracht.

Als ergastisch dürfen wir ein Gebilde auch ansprechen, wenn wir nachweisen können, daß es nur aus chemischen Substanzen besteht. Hier wird es aber leicht unsicher bleiben, ob wir die Analyse völlig durchführen können.

Zuletzt ist die ergastische Natur eines Gebildes erwiesen, wenn wir gezeigt haben, daß es kristallisiert ist, denn Kristalle sind stets nur aus Molekülen chemischer Substanzen aufgebaut.

Ob ein Gebilde starr und gleich in chemischer Zusammensetzung oder Färbbarkeit bleibt oder in letzteren wechselnd, Formveränderungen und Bewegungen zeigend, sich erweist, kann über dessen ergastische oder protoplasmatische Natur nichts aussagen.

Ergastische Ante können durch die sie einschließenden Organe regelmäßig geteilt werden, können zu lebhaften Bewegungen veranlaßt werden und chemisch und färberisch während ihres Bestehens so verändert werden, daß es den Anschein haben kann, als seien sie alloplasmatische Ante oder Organe.

Die ergastischen Ante entstehen nach unserer Ansicht stets dadurch, daß in den Organsubstanzen, also z. B. im flüssigen Zytoplasma, gelöste chemische Stoffe in Form von unsichtbaren Massenteilchen (wohl meist Molekülen) an einer Stelle des Organs ausgeschieden werden und sich zu größeren Massen ansammeln. Sobald sie zur kleinsten Antengröße angewachsen sind, erkennen wir sie. Sie bilden sich dabei selbst eine Höhlung in dem Organ. Eine von einem ergastischen Gebilde erfüllte Höhlung in einem Organ des Protoplasten wollen wir eine Vakuole nennen. Früher hat man den Namen Vakuole wohl auch anders gebraucht; man hat von Zellsaftvakuolen geredet und darunter die Zellsaftante verstanden oder hat die hypothetische plasmatische Hüllschicht der Zellsaftante als Vakuole bezeichnet (siehe auch Kap. VI. 6). Die Höhlen in einem Organ, welche von einem anderen Organ ausgefüllt sind, nennen wir nicht Vakuolen und Höhlen in einem ergastischen Gebilde, nennen wir „Höhlchen“.

Der Kürze halber werden wir eine Vakuole, in welcher Zellsaft liegt, eine Zellsaftvakuole, eine solche, in welcher Fett liegt, eine Fettvakuole usw. nennen.

Die vorgetragene Ansicht über die Entstehung der ergastischen Ante geht aus unserer Anschauung über den Bau der Organe

hervor, steht aber auch in Übereinstimmung mit mancherlei Erfahrungen über die ergastischen Ante, so z. B. mit der Tatsache, daß dann, wenn man die Zelle in verdünnte Farbstofflösungen einlegt, die Farbstoffe in das Zytoplasma eindringen, ohne es zu färben, aber in die Zellsaftvakuole ausgeschieden werden. Ferner wissen wir, daß fettlösliche Farbstoffe, welche wir den Tieren füttern, unverändert in den Fettanten erscheinen. Auch die Tatsache, daß bei Fütterung von jodiertem Fett Jodfett in den Fettanten der Milch auftritt, gehört hierher. Wir sehen auch bei Drüsenzellen der Pflanzen allermeist das Sekret in der Drüsenzelle selbst noch nicht; es wird erst außerhalb der Zelle auf der Membran sichtbar, was also sehr dafür spricht, daß es schon in unsichtbarer Form im Zytoplasma liegt und durch die Membran in amikroskopischer Verteilung hindurchwandert.

Die vorgetragene Anschauung ist aber durchaus nicht von allen Forschern geteilt worden.

Die Untersuchungen über die ergastischen Einschlüsse des Protoplasten sind vielmehr durch mancherlei theoretische Anschauungen teilweise in falsche Bahnen gelenkt worden. In der Botanik haben derartige Ideen der Forscher wenig Bedeutung erlangt, von denen ich nur ein paar Beispiele dafür anführe, daß geglaubt worden ist, ergastische Gebilde könnten direkt durch Umwandlung protoplasmatischer Organe oder Organellen hervorgehen. So nahm Schimper einmal an (siehe Arth. Meyer, 1883a, S. 491 und Kap. VI, 2 B b), Eiweißkristalle könnten sich durch Kristallisation von Plasmasubstanz bilden, und ähnlich hielt Ebert (1891) die Eiweißkristalle der Trophoplasten für eine „Modifikation des Protoplasmas". Vielleicht kann man auch Strasburger's (1889, S. 172) und Wiesner's (1892, S. 176) Anschauung hier erwähnen, daß „Plasmasubstanz" in Zellhaut umgewandelt werden könne.

In der tierischen Histologie aber haben solche unrichtige Anschauungen für Auffassung und Erforschung der ergastischen Gebilde eine große Rolle gespielt.

Verhältnismäßig wahrscheinlich klingen noch manche auf die Beobachtung fixierter und gefärbter Objekte basierende Angaben über die Umwandlung einer Art ergastischer Gebilde in eine andere, wenn auch allermeist solche Angaben unrichtig sein werden. Denn es würde ja möglich sein, daß sich ein ergastisches Gebilde während der Zeit seines Bestehens innerhalb der Organe des Protoplasten chemisch und morphologisch so veränderte, daß es als ein anderes bezeichnet werden könnte. Es können z. B. sicher bei einem heranwachsenden Zentralzellsaftant der Pflanzenzelle weitgehende Umänderungen seiner Zusammensetzung und Konsistenz durch Herausnahme, Einwanderung und chemische Umänderung von chemischen Verbindungen eintreten, ebenso mögen vielleicht Sekretante mancher tierischer Drüsenzellen, welche „Vorstufen" einer Sekretantart zeigen, solche Veränderungen durchmachen.

Aber auch da gibt es Grenzen; so z. B. wird sich kein aus Eiweißkörpern bestehendes Allinant in einen Fettropfen verwandeln. Die Autoren, die solche Umwandlung für möglich und vor-

kommend ansehen, betrachten die Frage auch mehr morphologisch und kommen deshalb nicht dazu, sich Einwände aus chemischen oder physiologischen Gründen zu machen. Noch unmöglicher ist es, daß Fettante aus Zytoplasma „durch fettige Degeneration“ hervorgehen. Bei genauem Nachsehen wird man diese und ähnliche Behauptungen immer widerlegbar finden (siehe z. B. Röhrmann's [1904] Untersuchungen über das Sekret der Bürzeldrüse).

Gänzlich unmöglich erscheint es, daß sich, wie ebenfalls behauptet wurde, ergastische Gebilde in alloplasmatische verwandeln können. Es liegt für das Vorkommen eines solchen Falles nirgends auch nur ein Wahrscheinlichkeitsbeweis vor. Nach Hoven (1910) und nach Duesberg (1910) sollen Allinante in Muskelfibrillen und Nervenfibrillen verwandelbar sein. Eine Zusammenstellung der Literatur über solche für die Chondriosomen gemachten falschen Annahmen findet sich bei Meves, 1917, S. 282—302, und eine genauere Besprechung der Frage, soweit sie Chondriosomen betrifft, in Kap. VI, 2 B b α.

Ein besonderes Hemmnis für die richtige Beurteilung der an den ergastischen Gebilden zu beobachtenden Tatsachen war die Hypothese, daß die „Granula“ des Protoplasten, die nachweislich mindestens großenteils ergastische Ante sind, „organisierte Gebilde mit vitalen Kräften“ (Altmann, 1893, S. 57) seien. Es war vorzüglich Altmann's Granulalehre, welche den Boden für diese Anschauungsweise bildete. In ihr waren viele tüchtige Forscher auf dem Gebiete der ergastischen Ante befangen. So z. B. M. Heidenhain (1907, S. 334, 381, 385, 903), welcher die Drüsengranula als „lebende, schaffende, individualisierte Gebilde, als Organula der Zelle“ betrachtet. Auch für die Pigmentkörner hält er (S. 409) es für wahrscheinlich, „daß die histologisch als „Granula“ zu bezeichnenden Pigmentkörner Zellorgane sind.“ Abhängig von Altmann's Lehre ist auch J. Arnold, der zahlreiche Untersuchungen über ergastische Ante machte (Literatur darüber siehe Arnold, 1914).

Wir dürfen auch die „Chromidien“ hier erwähnen, da sie sich ja von dem Zellkern, also einem Organe des Protoplasten, ableiten sollen (siehe über Chromidien bei O. Hertwig, 1912, S. 104 und Literatur bei Arnold, 1914, S. 399 und Schreiner, 1917, S. 99). Formelemente, die von den Autoren, welche sich mit Chromidien beschäftigten, als solche bezeichnet wurden, sind mindestens größtenteils ergastische Gebilde. Interessant ist es, daß bei Difflugia (Zuelzer, 1914) augenscheinlich in ihnen gemischte Gebrauchsante mit Stärkekorneinschluß vorliegen, also ähnliche Gebilde, wie sie Brammertz (1913) in den gemischten Eiweißanten mit Glykogenkorneinschluß (Dotterkugeln) für Meloe proscarabaeus abbildet.

Die ergastischen Ante können von verschiedener physikalischer Beschaffenheit sein:

1. Ante von Molekulardispersoiden sind z. B. die Zellsaftante; sie entstehen, wenn Wasser und in diesem lösliche Stoffe zugleich vakuolenbildend im Zytoplasma ausgeschieden werden. 2. Leichtflüssige Ante, welche (meist neben molekulardispers verteilten Substanzen) kolloid gelöste Stoffe enthalten; so Zellsaftante, welche Schleim oder Eiweißstoffe enthalten. 3. Ante

zähflüssiger kolloider Lösungen. 4. Ante aus Tröpfchengallerte; hierher die Nukleolen, Allinante, Glykogenante. 5. Kristallinische Ante von den Einzelkristallen bis zu den Sphäriten; Stärkekörner, Kalziumoxalatkristalle. 6. Ante wasserunlöslicher Flüssigkeiten (auch wasserunlöslicher Lösungen); flüssige Fettante, Schutzsekretante, Schwefelkörnchen der Bakterien. Sind solche Ante in Fettlösungsmitteln löslich und besitzen sie annähernd das Lichtbrechungsvermögen flüssiger Fette, so bezeichnen wir sie als Öltropfen. Diese Öltropfen hat man wohl auch Lipoidtropfen genannt, und deshalb möchte ich hier über den Begriff des Lipoids noch folgendes sagen.

Absichtlich habe ich bei meinen Auseinandersetzungen über Fette, Phosphatide, Sterine usw. im Kapitel VI, 4 den Namen Lipoide vermieden. Ich halte den Begriff der Lipoide, wie er sich in letzter Zeit herausgebildet hat, für unzweckmäßig und meine, daß er nicht klärend, sondern nur verwirrend wirkt. Es wäre ja ein Moment, welches die als Lipoide bezeichneten Stoffe physiologisch verbinden würde, wenn es bewiesen wäre, daß alle Lipoide sich an der Imprägnation der die Stoffaufnahme durch die Zelle beherrschenden Zytoplasmahaut beteiligten und deren Leistung wesentlich bedingten. Aber ein solcher Beweis, ja nur ein Wahrscheinlichkeitsbeweis für eine solche Annahme, fehlt völlig. Overton, der Vater des Begriffes und des Namens[1]), hat nach Stoffen gesucht, durch deren Vorhandensein in der Grenzschicht die Resultate seiner Versuche erklärt werden könnten (1899, S. 110). Er sagt (1900, S. 670): „Nach Erwägung der verschiedenen Umstände wurde ich zu der Vermutung geführt, daß eine Imprägnation der Plasmahäute durch Cholesterin oder durch ein Cholesterin-Lecithin-Gemisch die eigentümlichen osmotischen Eigenschaften der Zelle bedingen.“ Seine Beweise für diese Vermutung sind sehr wenig stichhaltig (siehe auch Bang, 1911, S. 6).

Wenn Overton's Hypothese auch im allgemeinen Richtiges enthält, so wissen wir doch gar nichts darüber, welche der theoretisch möglichen Stoffe die Zelle zur Regulierung der Durchlässigkeit ihrer Hautschicht benutzt; daß sie alle möglichen gebraucht, ist wohl ganz ausgeschlossen. Jedenfalls ist es durchaus unzweckmäßig, Stoffe, die auf Grund der Hypothese von der Zelle gebraucht werden könnten, ohne Rücksicht auf ihre sonstige sichergestellt physiologische Bedeutung und ihre Chemie zusammenzuwerfen und als Lipoide zu beschreiben. Merkwürdigerweise hat sogar die Definition Bang's (1911, S. 7): „Lipoide sind solche Verbindungen, welche in organischen Lösungsmitteln, wie Äther, Chloroform und Benzol, löslich sind“ Verbreitung gefunden. Bang hat Fette, Sterine, Phosphatide, Alkaloide, „aromatische Verbindungen“ usw., Czapek (1913, S. 709) auch noch Karotine, Xanthophylle als Lipoide zusammengefaßt. Nach dieser Definition werden also Sekretstoffe, wie Terpene mit Gebrauchsstoffen, Fette mit Karotin usw. friedlich vereinigt. Doch kommt der Begriff der Lipoide einem praktischen Bedürfnis der Mikroskopiker der Zelle

[1]) Er sagt (1901, S. 54): „Gehirn-Lipoide (so mögen die lecithin-cholesterinartigen Bestandteile der Zellen der Kürze halber bezeichnet werden).“

entgegen, denn diese finden häufig Tropfen in der Zelle, welche wie Fettropfen aussehen, sich auch gegen Lösungsmittel ähnlich wie diese verhalten, aber von denen sie nicht wissen, aus welchen Stoffen sie bestehen. Wir wollen für diese Fälle also stets den guten Namen Öltropfen gebrauchen, der gar nichts über die Substanz aussagt, aus welcher die Tropfen bestehen. Öl bedeutet nur Fettähnliches, deshalb darf man fettes Öl, ätherisches Öl, Maschinenöl usw. sagen.

Über die chemische Zusammensetzung der ergastischen Ante ist folgendes zu sagen: Sehr selten bestehen ergastische Ante aus einem Elemente, wie z. B. die Schwefelante der Bakterien (siehe Arth. Meyer 1912, S. 247), dagegen nehmen an der Bildung ergastischer Einschlüsse ungemein zahlreiche chemische Verbindungen teil. In Kapitel VII, 7 habe ich die Stoffgruppen aufgezählt, von denen die Beteiligung am Aufbau der ergastischen Einschlüsse feststeht.

Nicht selten sind in einem Ant, vorzüglich in Reservestoffanten, nur Stoffe einer chemischen Gattung vorhanden; so z. B. bestehen die Stärkekörner nur aus Kohlehydraten; Fettropfen fast nur aus Neutralfetten. Jedoch ist es Regel, daß solche Ante mehrere Stoffspezies derselben Gattung enthalten, wie z. B. in einem Stärkekorn meist 3 Spezies der Amylosegruppe vertreten sind.

Aber an der Zusammensetzung anderer Ante, vorzüglich der Zellsaftante und Abfallante, beteiligen sich gleichzeitig Stoffe aus verschiedenen chemischen Gattungen.

Die Zusammensetzung vieler Ante bleibt während ihres Heranwachsens, überhaupt während ihres Bestehens, nicht gleich. Auffallend sind oft die chemischen Veränderungen, welche an ergastischen Anten, z. B. Zellsaftanten eintreten. Sie können durch Hinzufügen und Herausnahme von Stoffen (auch Enzymen) aus der Vakuole, auch durch Änderung der Temperatur usw., hervorgebracht werden. Die Veränderungen verlaufen in jedem Zeitmoment so, wie sie in einem Gemisch aller Bestandteile des betreffenden Antes im Reagensglase verlaufen würden.

Da die ergastischen Ante nur aus chemischen Substanzen bestehen, so ist eine restlose Analyse derselben möglich. Die Erforschung ihrer Zusammensetzung ist schon deshalb von Bedeutung, weil nur beim Bekanntsein der chemischen Zusammensetzung der in den Geweben vorhandenen ergastischen Ante eine makrochemische Bestimmung der Zusammensetzung des Protoplasten möglich ist, da die Stoffe der ergastischen Ante stets das Resultat trüben müssen. Auch deshalb ist sie wichtig, weil aus der Zusammensetzung der Ante auf die ergastischen Stoffe geschlossen werden kann, welche sich am Aufbau des Organes beteiligen, welche die betreffenden Ante enthalten (Kap. VII, 7). Wir dürfen auch die Wichtigkeit der Chemie der Ante für das Getriebe in den Organen, die sie führen, nicht unterschätzen.

Die makrochemische Untersuchung einer Art Ant ist nur dann einwandfrei durchzuführen, wenn wir es möglichst intakt und direkt aus der lebenden Zelle isolieren können, wie es bei den Stärkekörnern und Aleuronkörnern leicht gelingt. Die Isolierungs-

methoden sind noch viel zu wenig ausgebaut, vorzüglich ließe sich noch manche Antenspezies unter geschickter Anwendung der Zentrifuge gewinnen. Meist allerdings wird man darauf angewiesen sein, eine Antenspezies mikrochemisch zu erforschen, auf Grundlage des Forschungsresultates eine makrochemische Darstellungsweise zu ersinnen, die Antensubstanz danach makrochemisch möglichst rein zu gewinnen und dieselbe dann mikrochemisch mit der in der Zelle befindlichen zu vergleichen.

Wie ich mir die Erforschung der ergastischen Gebilde im allgemeinen denke, kann man an meinen Untersuchungen über das Stärkekorn (1895 und Kap. VI, B.) erkennen, zu denen ich noch bemerke, daß die Makrochemie der Amylosegruppe (mit Einschluß des Amyloerythrins) durchaus nicht abgeschlossen ist, daß sich vorzüglich die Strukturchemie der Amylosegruppe noch in den allerersten Anfängen befindet.

Will man zum Zwecke der systematischen Behandlung und Gewinnung zweckmäßiger Begriffe die ergastischen Ante unter verschiedenen Gesichtspunkten betrachten und anordnen, so wird zuerst eine Ordnung der ergastischen Ante nach ihrer chemischen Zusammensetzung und nach ihren optischen Eigenschaften zweckmäßig sein.

1. Optisch homogene Einschlüsse (Homogene Ante). Diese können bestehen a) aus einer einheitlichen chemischen Substanz (z. B. Kalziumoxalatkristalle), b) aus einem Gemisch verschiedener Substanzen einer chemischen Gattung (z. B. Fettropfen), c) aus einem Gemische von Stoffen aus verschiedenen chemischen Gattungen (z. B. Zellsaftante).

2. Optisch inhomogene ergastische Einschlüsse. Von diesen kennen wir zwei Kategorien: 1. solche inhomogene ergastische Ante, bei denen die zu a, b oder c gehörende Grundmasse aus generell gleichen Substanzen bestehende Einschlüsse führt (hierher gehören die Eiweißante der Gymnospermeneier und der Dotter mancher tierischen Eier), 2. solche inhomogene ergastische Einschlüsse, deren wie bei 1. zusammengesetzte optisch homogene Grundmasse Einschlüsse enthält, welche nicht in die gleiche chemische Gattung gehören wie die Stoffe der Grundmasse (gemischte Ante), dazu gehören z. B. Aleuronkörner, Zellsaftante mit eingeschlossenen Gipskristallen oder Eiweißkristallen, die Fetteiweißante bei Vanilla (Kap. VI, 4), die Volutinante führenden Zellsaftvakuolen der Diatomeen (Heinzeling 1908, S. 18).

Vom physiologischen Standpunkte können wir die ergastischen Gebilde in folgende Gruppen bringen (siehe Arth. Meyer 1917 b): Wir können unterscheiden 1. Gebrauchsgebilde. Es sind alle ergastischen Gebilde, welche nur aus chemischen Substanzen bestehen, die in der Regel im stofflichen und energetischen Getriebe der Zelle Verwendung finden, z. B. Eiweißkristalle (Kap. VI, 2 B), Nukleolen (Kap. VI, 2. C. γ). Als Reservestoffante bezeichnen wir die Gebrauchsante in der Regel nur dann, wenn sie in Reservestoffbehältern, im weitesten Sinne, magaziniert sind, z. B. Glykogenante der Dotter tierischer Eier, Stärkekörner der Kartoffel. 2. Abfallgebilde. Es sind diejenigen

ergastischen Gebilde, welche aus Stoffen bestehen, die in der Regel nicht zum Betriebe des Protoplasten gebraucht werden (siehe darüber weiter Kap. VI, 5 A). 3. Stützgebilde. Es sind das diejenigen ergastischen Gebilde, welche zur Stütze des flüssigen Protoplasten dienen. Stützgebilde sind meist Ausscheidungen des Protoplasten, wie die aus Kohlehydraten bestehende Zwischensubstanz der im Gewerbeverband befindlichen Pflanzenzellen (Zellulosemembran) oder die Zwischensubstanz des Knochengewebes. Von Einschlüssen mögen die Kalk- und Kieselnadeln der Schwämme erwähnt werden.

Betrachten wir die ergastischen Einschlüsse des Protoplasten vom ökologischen Standpunkte, so sehen wir, daß Abfallante und Gebrauchsante zu ökologischen Zwecken dienen können, ökologische Ante sein können. So z. B. können die Fettante der Drüsenzellen eines Individuums 1. zur Ernährung eines anderen Individuums derselben Spezies dienen (Fettröpfchen der Milchdrüsenzellen der Säugetiere — Kap. VI, 4 C); 2. werden die Fettante der Bürzeldrüse der Vögel zum Einfetten der Federn benutzt (Kap. VI, 4 C); 3. locken die Fettante der Fleischschicht der Olivenfrucht samenverbreitende Tiere an.

In ähnlicher Weise dienen viele gefärbte Zellsaftante zum Augenfälligmachen der Blüten für die kreuzungsvermittelnden Insekten. Manche Abfallante schützen manche Pflanzen gegen die Angriffe bestimmter Tiere, z. B. Oxalatkristalle (Kap. VI, 5 B b α), Schutzsekretante (Kap. VI, 5 B b β).

Zuletzt erwähne ich nochmals die vom topographischen Standpunkte aus gemachte Einteilung der ergastischen Gebilde in Einschlüsse und Ausscheidungen. Die Definition der Begriffe ist anfangs dieses Kapitels gegeben; nur noch ein paar Worte über die Ausscheidungen. Es gehören dazu morphologisch, physiologisch und ökologisch sehr verschiedenartige Gebilde. Vorzüglich sind die Zwischensubstanzen tierischer und pflanzlicher Gewebe und viele Zellmembranen von Einzelzellen zu erwähnen. Dann gehören dazu die Sekrete vieler Drüsenzellen der Pflanzen (siehe Kap. VI, 5 B b), die ökologisch wichtige Ausscheidung des Zuckers der Drüsenzellen der Nektarien der Pflanzen, die Wachsausscheidungen der Epidermen, der Pflanzen usw.

Einflüsse, welche die Gestalt der ergastischen Einschlüsse beherrschen. Die Form der flüssigen (auch gegebenenfalls der anisotropen) und aller nichtkristallinischen weichen und plastischen ergastischen Einschlüsse wird bestimmt durch die Gesetze, welche für die innere Reibung, sowie für Kohäsion und Adhäsion und die durch diese beiden bedingten Kapillaritätserscheinungen gelten. Die Form eines jeden Einschlusses ist, soviel wir wissen, durchaus auf Grund dieser Gesetzmäßigkeiten verständlich.

Ist die innere Reibung der Substanz, aus welcher solche Ante bestehen, klein, und liegen sie in homogener Organsubstanz, so nehmen sie Kugelform an, wie uns das jeder von homogenem Zytoplasma umschlossene dünnflüssige Fettropfen zeigt. Liegen mehrere leichtflüssige Tropfen in der von fester Membran um-

gebenen Zelle dicht beieinander, so können durch Abplattung ebene Flächen an ihnen auftreten, wie es uns die Abbildung der Zelle von Cladophora in Fig. 148 (Kap. VII, 3, 4) zeigt. Liegen flüssige Einschlüsse mit geringer innerer Reibung in verhältnismäßig zähflüssigem Zytoplasma, welches ganz homogen sein kann, so kann dieses, vorzüglich wenn es in Bewegung begriffen ist, die Form der Einschlüsse durch Druck ändern, sie selbst zu langen Fäden ausziehen. Aber noch zahlreiche andere Faktoren können die Form solcher leichtflüssiger Einschlüsse bedingen, wie ich das für ein zentrales Zellsaftant in Kapitel VI, 6 A auseinandergesetzt habe.

Wie gesagt, verstehen wir die Gestalt eines gegebenen Zustandes unter Anwendung der Gesetze der Physik der chemischen Substanzen, aber jede Veränderung einer Form, wie sie sehr häufig an flüssigen Anten eintritt, hängt von bisher unerforschten Faktoren ab. Der Bau der Zentralzellsaftmasse einer Spirogyrazelle, welche ungefähr die Form der Membran besitzt und von Zytoplasmafäden durchzogen ist, welche den im Zytoplasma eingehüllten Zellkern in der Mitte der Zelle aufhängen, könnte physikalisch verstanden werden, auch ist es verständlich, daß bei 15 Minuten langem Zentrifugieren der Zellkern, die Chloroplasten und ein Teil des Zytoplasmas auf eine Querwand der Zelle geschleudert werden kann, so daß die Zellsaftmasse jetzt die Form der Zellmembran hat und höchstens von einem Zytoplasmafädchen durchzogen wird, wie wir (E. W. Schmidt 1914) es beobachteten. Wenn man nun aber sieht, wie innerhalb 20 Stunden durch Zytoplasmafäden alle Organe der Zelle wieder an ihren Ort gebracht werden, so daß 20 Stunden lang eine fortwährende Veränderung der Gestalt der Zellsaftmasse zu beobachten ist, so sind uns die dabei wirksamen Substanzen und Energien völlig verborgen, unbekannt.

Sind die Einschlüsse sehr zähflüssig oder von talgartiger Konsistenz, so können sie durch unregelmäßige Ausscheidung ihrer Substanz aus verschiedenen Punkten des Zytoplasmas eine unregelmäßige Gestalt annehmen; Talg des Fruchtfleisches von Rhus succedanea, Glykogenmassen der Bakterien.

Anisotrope Flüssigkeiten sind bisher in Pflanzenzellen nicht beobachtet worden. Ob die doppeltbrechenden Sterintröpfchen der tierischen Zellen (Kap. VI, 5 C) aus anisotroper Flüssigkeit bestehen (siehe Adami und Aschoff 1906) oder Tropfen sind, in denen sich ein Sphärokristall ausgeschieden hat mit Trichiten von äußerster Feinheit, ist noch nicht entschieden. Die Literatur über anisotrope Flüssigkeiten findet man bei Brauns (1914).

In der lebenden Zelle vorkommende feste Körper sind mindestens allermeist kristallisiert; ein sicher amorpher fester ergastischer Einschluß des Protoplasten ist mir nicht bekannt.

Die Erkennung des kristallinischen Zustandes eines Einschlusses oder eines anderen Bestandteiles der Zelle ist durchaus nicht immer leicht. Manchmal ist die Entscheidung darüber, ob ein Einschluß amorph oder kristallinisch ist, unmöglich. Die äußere Form ist, wenn gut ausgebildete Flächen und Kanten an den Individuen zu beobachten sind, entscheidend, doch kann die Entscheidung aus

der Form schwierig werden, wenn es sich um anormale Wachstumsformen handelt, z. B. um solche, an denen nur gekrümmte Flächen entwickelt sind oder um Kristalle, die von Enzymen bearbeitet sind. Die Doppelbrechung versagt auch, wenn wir nicht nachzuweisen vermögen, daß sie nicht von Spannungserscheinungen herrührt.

Kristalle könnten in der Zelle aus übersättigter flüssiger oder auch mehr oder weniger fester Lösung hervorgehen. Die Substanzen der direkt im Zytoplasma oder der Substanz des Trophoplasten oder Kernes wachsenden Kristalle muß immer in der homogenen Substanz der Organe in Form von Molekülen gelöst sein.

Jeder bestimmte Stoff nimmt unter gleichen physikalischen und chemischen Bedingungen stets die gleiche Kristallform an, kann aber unter verschiedenen Verhältnissen Kristalle gleicher Art mit anderen Flächen oder auch Kristalle anderer Art bilden. Wie wir im Kapitel über Kalziumoxalat sehen werden, können in einer Zelle, also in demselben Zytoplasma, gleichsam derselben zähflüssigen Mutterlauge, unter Umständen Oxalatkristalle des monoklinen und tetragonalen Systems wachsen, ein Beweis, daß die Verhältnisse nicht an jedem Punkte der Flüssigkeit zu jeder Zeit gleich sind. Gut ausgebildete Kristalle organischer und anorganischer Verbindungen sind im Protoplasten durchaus nicht selten, doch kommen auch anormale Wuchsformen häufig vor. Nicht selten finden sich Kristalle mit gewölbten Flächen, wie sie auch außerhalb der Zelle entstehen können und für Amidoazobenzol in Fig. 16 abgebildet sind. Gewölbte Flächen können sich an physikalisch ganz homogenen Kristallen ausbilden, sie können sich aber auch dadurch bilden, daß viele kleine Kristalle hypoparallel verwachsen.

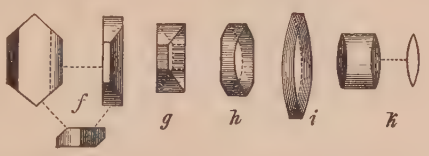


Fig. 16. Kristalle von Amidoazobenzol. Nach Lehmann, Molekularphysik, 1888. Bd. I, Fig. 136. Engelmann, Leipzig.

Als Beispiel solcher im Protoplasten vorkommender Kristalle mit gewölbten Flächen kann uns der in Fig. 25 (Kap. VI, 2. B. b. *a*) abgebildete Kristall *k* aus der Epidermis der Kladodien von Phyllocactus dienen.

Sehr häufig findet man im Protoplasten organische und anorganische Verbindungen in Form von Trichiten kristallisiert, also in Form dünn haarförmig ausgestalteter Kristalle, die meist völlig gerade sind, manchmal aber auffallende Biegungen und Drehungen annehmen können. In Fig. 24 (Kap. VI, 2. B. a) sind gebogene Eiweißtrichite aus der Epidermis von Epiphyllum truncatum abgebildet, in Fig. 17 Fadenknäule bildende Kristalle von Anthozyan.

Durch gleichzeitiges Auswachsen von Kristallkeimen zu Trichiten von einem Zentrum aus und häufig auch zugleich pinselförmiger Verzweigung der Trichite entstehen häufig in der Zelle Kristallaggregate, Sphärite, Sphärokristalle.

Die Trichitenbildung ist ein für die Zelle bedeutungsvoller Vorgang. Sie spielt beim Aufbau der Stärkekörner, wahrschein-

lich auch beim Aufbau pflanzlicher und tierischer Zwischensubstanzen und anderer Stützgebilde aus Kohlehydraten oder Eiweißstoffen eine Rolle. Besonders wäre zu prüfen, ob nicht viele Fibrillen der tierischen Zwischensubstanzen zu den Trichiten gehören.

Ich will noch darauf hinweisen, daß eine Anleitung zur Bestimmung des Kristallsystems, in welche ein in dem Protoplasten vorkommender Kristall gehört, im Kap. VI, 2. B abgedruckt ist.

Die Ausgestaltung der Kristallform ist auch in der Zelle selbstverständlich abhängig von denselben Faktoren, welche die Kristallisation der chemischen Verbindungen in einer Kristallisierschale beherrscht.

Wenn eine Substanz kristallisiert, so geht die ungeordnete Bewegung ihrer Moleküle in eine geordnete über und jedem Molekül wird ein relativ fest bestimmter Ort angewiesen. Das Agens, welches diese Änderung bewirkt, wollen wir als Kristallisationsenergie bezeichnen. Bei dieser Änderung findet stets Abgabe von Energie, in Form von Wärme oder vielleicht auch einer anderen Form, statt. Wenn unter dem Einfluß der Kristallisationsenergie eine freie Entwicklung der Substanzmasse möglich ist, so können, wie wir sahen, als Begrenzungselemente dieser Masse ebene Flächen entstehen, welche in Kanten und Ecken zusammenstoßen. Ein so gestaltetes kristallinisches Gebilde nennen wir dann einen festen Kristall.

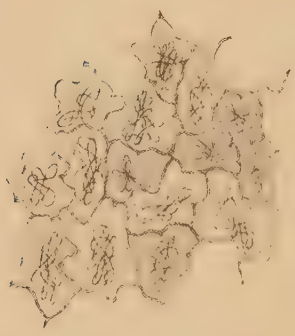


Fig. 17. Epidermis der Kelchblätter von Delphinium elatum mit Fadenknäule bildenden Trichiten von Anthozyan. Nach Fig. 8 aus Molisch (1913).

Von diesen kristallisierten festen Körpern müssen wir, gestützt auf sehr gewichtige Gründe, annehmen, daß in ihnen die Moleküle raumgitterartig angeordnet sind, in denen die im Gitter relativ fixierten Moleküle[1]) gesetzmäßige Bewegungen ausführen (siehe Friedrich, Knipping und Laue; Sitzb. d. kgl. Bayer. Akad. 1912, W. H. und W. L. Bragg, Proc. Roy. Soc. Vol. 88 u. flgde; W. H. und W. L. Bragg, x-Rays and crystal structure London, 1918. A. Johnsen, Kristallstruktur, Fortschritte der Mineralogie, Kristallographie und Petrographie Bd. 5, 1916, S. 17.

Wenn nun ein Kristall in der geschilderten Weise in dem Protoplasten entsteht und wächst, so könnte er infolge der Kristallisationskraft die zähflüssigen Organsubstanzen des Protoplasten durchstoßen, wenn diese ihm nicht adhärierten; es scheint aber, daß alle Kristalle der Zelle an der Organsubstanz adhärieren, in welcher sie wachsen, und so bleibt der Kristall immer von einer mehr oder weniger dünnen Schicht der Organsubstanz überzogen, während sich zugleich auch die Hauptmasse der Substanz seines Mutterorganes mehr oder weniger auf ihm ausbreitet. Wächst

[1]) Mit den jetzigen Methoden lassen sich allerdings nur Atome beobachten.

z. B. ein schlanker Eiweißkristall in einem Trophoplasten, so streckt sich dieser. Manchmal überzieht seine Substanz den Kristall gleichmäßig, wie es in Fig. 29 für Cerinthe dargestellt ist, manchmal hängt einem dünnen Überzug eine dickere gestreckte Organmasse seitlich an, wie es Fig. 28, 2 für Phajus zeigt. Auch die Kristalle der Trophoplastenfarbstoffe, welche in den Chromoplasten auftreten können, dehnen und deformieren diese Organe wie es die Fig. 2 bei Arth. Meyer (1883 a) und die Fig. 47 bei Schimper (1885) illustrieren.

Da die Organsubstanz gleichsam die Mutterlauge ist, in welcher der Kristall wächst, so wird unter Umständen die Verteilung der Organmasse auf einem kristallinischen Gebilde dessen Wachstum beeinflussen können. Dieses tritt uns in auffallendem Maße bei denjenigen Sphäriten entgegen, welche wir Stärkekörner nennen, dort sehen wir immer diejenigen Stellen durch Wachstum der Trichite am stärksten wachsen, an welchen die Trophoplastensubstanz die größte Dicke besitzt. Ich (1895, Kap. III, M) habe dies Verhältnis in meinem Buche über das Stärkekorn genau geschildert.

Ein Kristall wächst so lange weiter, als ihm eine übersättigte Lösung seiner Substanz zur Verfügung steht. Muß eine solche Substanz aus irgend einem Grunde fortgesetzt in dem Organe des Protoplasten erzeugt werden, in dem ein Kristall liegt, so wird dieser andauernd weiter wachsen, und da er stets von der Organsubstanz überzogen bleibt, so würde er, sogar wenn er gegen ein festes Hemmnis stieße, so lange weiter wachsen, bis die Organsubstanz zwischen ihm und dem Hemmnis gänzlich herausgepreßt wäre, und könnte so selbst eine den Protoplasten umhüllende Zellmembran verletzen. Wenn ein solcher oder ein ähnlicher Fall eintritt, so hilft sich der Protoplast anscheinend durch Umhüllung des Kristalls mit einer für das Kristallisationsmaterial undurchlässigen Substanz, durch Abkapselung mittels einer Hülle, wie es z. B. bei dem Eiweißkristall von Phyllocactus phyllanthoides Fig. 25 — Kap. VI, 2. B. — geschehen ist. Wie es scheint, werden auch zu stark wachsende Stärkesphärite manchmal in ähnlicher Weise abgekapselt.

Das Organ des Protoplasten verhält sich aber doch nicht ganz so einfach wie eine Mutterlauge, es müßten ja sonst die Oxalatkristalle solcher Laubblätter, die Kalziumoxalat beim Eiweißbildungsprozeß erzeugen und in denen, wie ich (1918 a und c) zeigte, Oxalat fortgesetzt während des Assimilationsprozesses entstehen muß, fortgesetzt wachsen. Das geschieht aber nicht. Die Oxalatkristalle sind stets von Zytoplasma umhüllt, große Drusen, wie z. B. die der Assimilationszellen von Sambucus liegen nicht im Zellsaft, sondern ragen, umgeben von einer ganz dünnen Zytoplasmaschicht, nur in den Zellsaftraum hinein, so daß das Zytoplasma die Zufuhr des Oxalats stets regulieren kann. Wahrscheinlich zur konstanten Beschränkung des Zuflusses von Oxalatmolekülen scheidet das Zytoplasma mancher Spezies eine mit dem Kristall heranwachsende ergastische zarte Hülle um den Kristall ab, kapselt den Kristall ab.

Im Anschluß an das über die Abkapselung von Kristallen Mitgeteilte, will ich noch darauf hinweisen, daß auch bei Schutzsekrettropfen eine Abkapselung vorkommt, die in Kap. VI, 5. B. b. β genauer beschrieben ist. Die ergastische Hülle dieser Sekrettropfen hat vermutlich die Wirkung, die Nachbarzellen der absterbenden Sekretzellen gegen die Dämpfe des Sekrets zu schützen, das Sekret auch als „Schutzsekret" der Pflanze zu konservieren.

Es ist interessant, daß die Pflanze auch von Drüsenzellen in Interzellularräume abgeschiedenes Schutzsekret in absterbendem Gewebe durch in eigenartiger Weise, entfernt vom Zytoplasma, entstehende Hüllmembranen abkapselt, wie ich (1889) es für die Vittae der Umbelliferen beschrieben habe.

2. Die Eiweißante.

A. Allgemeines über die Eiweißante der Pflanzenzelle.

Zu den aus Eiweißstoffen bestehenden ergastischen Gebilden gehören viele Ausscheidungen des Protoplasten der tierischen Zellen, welche vom physiologischen Gesichtspunkte zu den ergastischen Stützgebilden zu rechnen sind. Unserem Plane gemäß beschäftigen wir uns mit diesen ergastischen Gebilden nicht. Die aus Eiweißstoffen bestehenden Einschlüsse des Protoplasten allein sind der Gegenstand dieses Kapitels. Sie sind schon deshalb von großer Wichtigkeit, weil sie als Anhäufungen des in den Organen des Protoplasten so reichlich gelösten ergastischen Organeiweißes betrachtet werden müssen und uns gestattet ist anzunehmen, daß die gleichen Eiweißmoleküle, welche sie zusammensetzen, auch in den sie ausscheidenden Organen gelöst enthalten sind.

Wie wir in dem Kapitel über die Zellsaftante sehen werden, werden die Eiweißstoffe häufig in Wasser gelöst von dem Zytoplasma ausgeschieden, als Bestandteil des Zellsaftes. In großer Menge geschieht das in den später zu Aleuronkörnern werdenden Zellsafttropfen. Die Eiweißstoffe kristallisieren auch manchmal in wasserreichen Zellen aus dem Zellsaft aus, so daß sie dann vom Zellsafte umgeben bleiben. Die meisten ergastischen Eiweißgebilde liegen jedoch im Protoplasten dicht von der Substanz der Organe umschlossen. Sie sind dann entweder mehr oder weniger zähflüßige Gebilde, die meist, wie die Nukleolen, die Allinante, manchmal auch die Volutinante, als Tröpfchengallerten anzusprechen sind, oder sie sind kristallinisch.

Für die zähflüßigen Eiweißante läßt sich oft der Beweiß dafür, daß sie zu den toten ergastischen Gebilden und nicht zu den lebenden Organen des Protoplasten zu stellen sind, nicht leicht erbringen. Es hängt das damit zusammen, daß, wie wir später sehen werden, in den Organen immer ergastisches Eiweiß in mehr oder weniger großer Menge und mehr oder weniger zähflüßiger Form gelöst ist, so daß sich die Organe gegen mikrochemische Reagentien und in ihren physikalischen Eigenschaften ähnlich verhalten wie zähflüßige, aus reinen Eiweißstoffen bestehende ergastische Gebilde.

Die kristallinischen Eiweißante haben selten die Form von Sphäriten. Nur bei den von mir an die eigentlichen ergastischen Eiweißante angeschlossenen Volutinanten hat man Sphärite beobachtet.

Allermeist sind die kristallinischen Eiweißante mehr oder weniger gut ausgebildete Kristalle, die ebenso wachsen, überhaupt denselben Gesetzen folgen wie die künstlichen Eiweißkristalle. Es scheint so, als ob sie sich in der Pflanze vorzüglich aus solchen Eiweißstoffen bildeten, die auch am leichtesten künstliche Kristalle liefern.

Die Eiweißstoffe, aus welchen die Eiweißkristalle bestehen, sind anscheinend stets frei von Nukleinsäure. Sie scheinen den Albuminen und Globulinen zuzugehören; die Kristalle der Aleuronkörner bestehen z. B., mindestens der Mehrheit nach, aus Globulinen. Dagegen bestehen die gallertartigen Eiweißante vielleicht meist aus Proteiden, viele scheinen den Nukleoproteiden zuzugehören, so die Volutinante, die Allinante und die Nukleolen. Die Allinante sind sicher zum Teil eisenhaltig.

Nach Analogie mit den Stärkekörnern und Fettanten kann man vermuten, daß die Eiweißante nicht immer aus einem einzigen Eiweißstoffe bestehen, sondern daß sie oft aus einem Gemische mehrerer Eiweißstoffe aufgebaut sind. Unsere makrochemischen Kenntnisse der Eiweißgebilde sind noch äußerst gering.

Außer solchen Anten, welche nur aus einer wesentlich homogenen Eiweißmasse bestehen, kommen auch optisch inhomogene Eiweißante vor, welche aus verschiedenen Eiweißstoffen zu bestehen scheinen, wie z. B. die Eiweißante der Gymnospermeneier. Sogar aus Eiweißstoffen, welche mit aus Nichteiweißstoffen bestehenden Formelementen gemengt sind, können inhomogene Eiweißante bestehen. Letzteres ist bei den Aleuronkörnern der Fall.

Im allgemeinen können ergastische Eiweißgebilde in allen Organen des Protoplasten vorkommen. In Kristallen werden Eiweißstoffe in Kern, Zytoplasma und Trophoplasten ausgeschieden. Bei den Angiospermen findet man die Eiweißkristalle häufiger im Kern und Zytoplasma als in den Trophoplasten. Bei den Algen scheinen im Kern nie Eiweißkristalle zu entstehen, dagegen sehr häufig solche in den Trophoplasten.

Auch in nicht kristallinischer Form können die Eiweißstoffe als Allinante, Nukleolen, Volutinante und andere aus zähflüssigen kolloidalen Lösungen bestehende Ante in allen drei Organen des Protoplasten ausgeschieden werden. Die Allinante finden sich nur im Zytoplasma, die Nukleolen nur in den Zellkernen, die Eiweißkörner nur in den Trophoplasten.

Die in diesem Kapitel auseinandergehaltenen ergastischen Eiweißgebilde besitzen bei den verschiedenen Sippen des Organismenreiches und deren Spezies eine sehr verschiedene Verbreitung. Eiweißkristalle sind bei Vertretern aller großen Sippen des Tier- und Pflanzenreiches gefunden worden, sind aber durchaus nicht allen Organismenspezies eigen. Die Volutinante kommen von den großen Sippen des Pflanzenreiches den Gymnospermen und Moosen nicht zu. Alle Spezies des Tier- und Pflanzenreiches enthalten Nukleolen in ihren Kernen, doch nicht alle Kerne brauchen Nukleolen zu besitzen. Da die Substanz der Organe des Protoplasten, wie schon erwähnt wurde, ergastische Eiweißstoffe enthält, so ist es erklärlich, daß alle diese ergastischen Eiweißgebilde Gebrauchs-

gebilde sind, oft Reservestoffgebilde, welche niedergelegt werden, um gegebenenfalls in die Organe einzutreten und in ihrem Innern für Lebensvorgänge verbraucht zu werden.

B. Die Eiweißkristalle des Protoplasten.

a) Allgemeines über die Eiweißkristalle der Pflanzenzelle.

Etwas über künstliche Eiweißkristalle. Die im Laufe dieses Kapitels als Eiweißkristalle bezeichneten Gebilde müssen sich makro- und mikrochemisch und physikalisch so verhalten wie die von den Chemikern hergestellten Kristalle von Eiweißkörpern. Je mehr Eigenschaften eines ergastischen Gebildes von uns als übereinstimmend mit Eigenschaften der künstlichen Eiweißkristalle nachgewiesen werden, je sicherer dürfen wir dieses Gebilde zu den Eiweißkristallen des Protoplasten rechnen. Wir wollen, um den Vergleich zwischen den künstlichen Eiweißkristallen und den in der Literatur als Eiweißkristalle des Protoplasten bezeichneten Gebilden zu erleichtern, einiges über die künstlichen Eiweißkristalle, besonders über eine Art derselben mitteilen.

Es ist gelungen, eine Reihe von Eiweißkörpern zur Kristallisation zu bringen. Das Hämoglobin und die Pflanzenglobuline schießen direkt aus ihren Lösungen in Kristallen an, während man andere Eiweißkörper dadurch in Kristallen erhielt, daß man sie aus ihrer Lösung aussalzte. Gelungen ist die Kristallisation verschiedener Albumine: Serumalbumin (Cohnheim, 1911, S. 181), Eieralbumin (S. 183), Milchalbumin (S. 187), ferner verschiedener Globuline: Globulin aus Hühnereiweiß, aus Harn (S. 201), aus den Samen von Bertholletia (S. 215), Cucurbita (S. 215), Cannabis (S. 218), Cocos nucifera (S. 219). Von den Proteiden, welche in Kristallen erhalten wurden, sind zu nennen: Hämoglobin, Oxyhämoglobin, Hämozyanin (S. 360; siehe unter Radlkofer 1859, S. 43), Phykoerithrin (Molisch, Botanische Zeitung 1894, S. 177), Phykozyan (Molisch, Botanische Zeitung 1895, S. 131). (Siehe auch Schimper 1881, S. 145 und Schulz 1901, S. 8).

In kristallographischer Beziehung sind die künstlichen Eiweißkristalle nicht sehr eingehend untersucht. Schulz (1901, S. 35) faßt das darüber Bekannte kurz folgendermaßen zusammen: „Die Blutfarbstoffkristalle gehören alle entweder zum rhombischen oder zum hexagonalen System. Die ursprünglich für regulär gehaltenen Kristalle des Meerschweinchenhämoglobins haben sich bei genauer Untersuchung als zum rhombischen System gehörig herausgestellt. Ins hexagonale System gehören die Kristalle des Eichhörnchenblutes.“ Wie wir sehen werden, ist es wahrscheinlich, daß auch die Kristalle des Pferdeserums und des Eier- und Laktalbumins in das hexagonale System gehören.

Als ein Beispiel für künstliche Eiweißkristalle wollen wir die von Gürber aus Pferdeserum hergestellten Kristalle von Serumalbumin benutzen.

Gürber gewann die Kristalle (Michel, 1895) durch Versetzen von Pferdeblutserum mit dem gleichen Volumen einer konzentrierten

Ammoniumsulfatlösung, Stehenlassen, Abfiltrieren und Zusatz von $^1/_5$ Vol. einer konzentrierten Ammoniumsulfatlösung zum Filtrate. Zur Reinigung wurden die Kristalle in destilliertem Wasser gelöst und wieder mittels Ammoniumsulfates ausgeschieden. Die Kristalle wurden dann in der Mutterlauge auf dem Wasserbade erwärmt bis zu ihrer Koagulation, abfiltriert, mit heißem Wasser, dann mit Alkohol gewaschen und bei 110 Grad getrocknet.

Die Kristalle bestehen aus einer Verbindung von Schwefelsäure mit Albumin (Inagagi, 1906).

Die kristallographische Kenntnis der Kristalle ist noch verhältnismäßig unvollkommen.

Wichmann, der die Kristalle am genauesten untersucht hat, sagt darüber (1899, S. 587) folgendes:

„Der Entdecker des aus dem Serum des Pferdeblutes zur Ausscheidung gelangenden kristallisierten Albumins ist A. Gürber. Während derselbe bei Anwendung der Hofmeisterschen Methode erst im Verlaufe von 3—4 Wochen Aggregate zarter Nädelchen zu erhalten vermochte, gelang es ihm mittels einer anderen, zunächst nicht beschriebenen Methode, wohlausgebildete Kristalle zu erhalten, und zwar glaubte Gürber drei (später 4) verschiedene kristallisierbare Albumine unterscheiden zu können. Die erste Modifikation kristallisiert in hexagonalen Prismen bis zu fast 1 mm Länge, eine zweite stellt langgestreckte Nadeln mit zugespitzten Enden dar, während die dritte ebenfalls in Gestalt von Nadeln erscheint, deren Enden aber abgestumpft sind. Die letzterwähnten Formen erwiesen sich als wenig oder nicht doppelbrechend. In einer zweiten Mitteilung teilte derselbe Forscher einige ergänzende Beobachtungen mit. — Die als Fraktion I bezeichneten Kristalle, von denen Gürber in der zuletzterwähnten Arbeit auch eine photographische Abbildung gibt, erreichen eine Länge von über 1 mm. Dieselben erscheinen „auf der einen Seite abgerundet, auf der anderen endigen sie in eine sechsseitige Pyramide. Wir haben es hier augenscheinlich mit einer Kombination des Protoprismas mit der Protopyramide zu tun, während durch das Hinzutreten von nur einer Basisfläche der hemimorphe Charakter deutlich hervortritt. Auch Zwillingskristalle sind zu beobachten, bei denen die Basis zugleich Zwillingsebene und Zusammensetzungsfläche ist. Maillard hat gelegentlich seiner sorgfältigen Untersuchungen noch eine weitere Kombination wahrgenommen, an der neben dem Protoprisma 2 Pyramiden auftreten, während das eine Ende abermals durch eine Basis eine Abstumpfung erfährt. Wie Gürber zuerst hervorgehoben hat, sind die Kristalle positiv doppelbrechend. Die Kristalle der Fraktion II erscheinen weit seltener und dann auch nur in geringer Menge. Ihre Gestalt ist als eine total verschiedene bezeichnet, dagegen die Ähnlichkeit mit den Hofmeisterschen Eieralbuminkristallen hervorgehoben. Nach der Abbildung zu urteilen, besitzen die Individuen Leistenform, die aus der Kombination des Prismas mit der Basis resultiert. Die bei der Fraktion III erhaltenen Gebilde stellen lange säulenförmige Nädelchen in hemimorpher Ausbildung dar. An dem einen Ende des Prismas erscheint stets eine Pyramide, während das entgegengesetzte durch eine Basisfläche begrenzt wird. Als Fraktion IV werden endlich Nadeln beschrieben, die jedoch an den beiderseitigen Enden gerade abgestumpft sind. Auch Maillard hat die verschiedenen Formen, zum Teil nebeneinander auftretend, beobachtet. Die besonders charakteristischen entsprechen der Gürberschen Fraktion I und II.

Auf Grund der Untersuchung des mir von Herrn Peckelharing zur Verfügung gestellten Materials hege ich nicht den geringsten Zweifel, daß die Gestalten der verschiedenen Modifikationen dieses proteusartigen Körpers von einer und derselben Grundform sich ableiten lassen. Die Unterschiede beruhen wesentlich auf der abweichenden Größe und dem Auftreten verschiedener Kombinationen. Sehen wir von den so häufig sich einstellenden zarten Nadeln ab, die zu einer genauen Bestimmung nicht verwendbar sind, so stellt die einfachste Kombination das Protoprisma mit der Basis dar. Hiervon lag mir ein Präparat von großer Reinheit vor, bestehend aus Kriställchen von 0,2 mm Länge und 0,006 mm Breite, die stark lichtbrechend waren. Die Individuen löschen gerade aus und sind optisch positiv. Eine zweite Modifikation entspricht genau den von Maillard abgebildeten, sowie von Gürber als Produkte der Fraktion III beschriebenen Kriställchen. Sie unter-

scheiden sich von den vorhergehenden dadurch, daß die Prismen an dem einen Ende durch eine Pyramide, an dem entgegengesetzten durch die Basis begrenzt werden. Zuweilen tritt die Pyramide an beiden Enden auf. Die längsten Individuen maßen 0,12 mm, die breitesten 0,012 mm. Die übrigen von GÜRBER und MAILLARD beschriebenen Formen entstehen lediglich durch das Hinzutreten einiger weiterer Flächen. Dieselben sind mir durch Autopsie nicht bekannt geworden.

GÜRBER hat zuerst nachgewiesen, daß die Kristalle sich in vortrefflicher Weise tingieren lassen, ferner, daß dieselben durch Erwärmen in der Mutterlauge unter vollständiger Erhaltung der Form in Wasser unlöslich und zugleich isotrop werden. Ebenso verdankt man ihm die erste Mitteilung, daß diese amorphe Masse nach dreiwöchentlichem Liegen in der Mutterlauge wieder doppelbrechend, aber negativ wird.

Die an den Serumalbuminkristallen gemachten Wahrnehmungen sind indessen noch nicht ausreichend, dieselben ohne weiteres einer bestimmten Kristallklasse zuzuweisen, wenngleich der Habitus dafür spricht, daß sie der dihexagonal-pyramidalen angehören. Ausschlaggebend wäre in dieser Beziehung erst die Untersuchung von Querschnitten im konvergenten Lichte. Die Herstellung derartiger Objekte muß in Anbetracht der Kleinheit, der Weichheit und Schlüpfrigkeit der Individuen als untunlich gelten, so daß nach einem anderen Auskunftsmittel Umschau gehalten werden mußte.

Da die Albuminlösungen optisch-aktiv und zwar linksdrehend sind, so lag der Gedanke nahe, daß auch die Kristalle Zirkularpolarisation aufweisen würden.

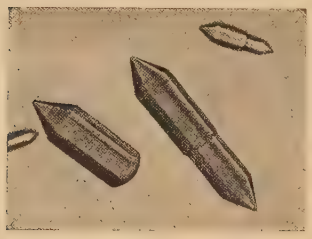


Fig. 18. Von GÜRBER hergestellte große Kristalle des Serumalbumins. 100fach vergrößert.

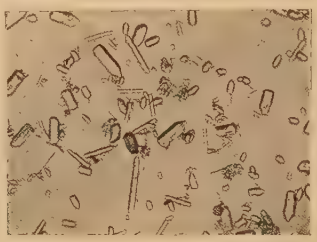


Fig. 19. Von GÜRBER hergestellte kleinere Kristalle des Serumalbumins. 100fach vergrößert.

H. LANDHOLT hat nun dargetan, daß auch Fragmente zirkularpolarisierende Kristalle, sobald sie in eine Flüssigkeit von gleichem Brechungsexponenten gebracht werden, das gleiche Verhalten zeigen wie die Kristalle selbst. Sowohl die konzentrierte Lösung des Ammoniumsulfates, als das mit dieser gemischte Glyzerin besitzen einen weit niedrigeren Brechungsexponent, als die Albuminkristalle. Flüssigkeiten, welche die Bedingungen zu erfüllen imstande wären, sind bis jetzt nicht bekannt, und damit ergibt sich die Unmöglichkeit, auf diese Frage zurzeit eine befriedigende Antwort zu geben. Nichtsdestoweniger erscheint die Annahme nicht allzu gewagt, daß ebenso wie die Lösungen, auch die Albuminkristalle zirkularpolarisierend sind, und dementsprechend würden dieselben der hexagonal-pyramidalen Klasse (Tetramorphie) zuzuzählen sein."

WICHMANN meint (S. 592), daß auch die Kristalle des Eier- und Laktalbumins zu der gleichen Kristallklasse gehören.

Ich mache zuletzt auf die Angaben von Fr. N. SCHULZ (1901, S. 38) aufmerksam, welcher mitteilt, daß die Fraktion 2 von GÜRBER und MICHEL aus Kristallen von Oxyhämoglobin bestanden.

Mit den kleineren von GÜRBER hergestellten (koagulierten) Kristallen habe ich eine Reihe von mikrochemischen Versuchen angestellt, die ich hier noch mitteile. Ein derartiges Material ist sehr geeignet zur Einübung der Reaktionen und zur Entscheidung der Frage, wie groß die Kristalle sein müssen, um noch die ver-

NOV - 9 1920

schiedenen färbenden Reaktionen erkennen zu lassen. Mit den großen Kristallen von Gürber habe ich einige Lösungsversuche angestellt.

Ich füge auch zwei nach von mir hergestellten Photographien gearbeitete Figuren der Gürber'schen Eiweißkristalle bei. Das Material, welches ich für die mikrochemischen Reaktionen und die Photographien benutzte, verdanke ich der Liebenswürdigkeit des Herrn Kollegen Gürber.

Kleine Kristalle von Serumalbumin aus Pferdeblut (Gürber).

Biuretreaktion: Beim Erwärmen in Fehlings Lösung oder beim Behandeln mit Kupfersulfatlösung und Kalilauge zarte, aber deutliche Violettfärbung.

Koagulation: Lösen sich nicht in kochendem Wasser.

Xanthoproteinreaktion: Salpetersäure von 16 bis 30% löst innerhalb 30 Minuten nicht, solche von 65% löst innerhalb 30 Minuten langsam; in keinem Falle Gelbfärbung.

Millons Reagens: Schwach, aber deutlich rosa.

Aldehydreaktion: Nach 1 bis 12 Stunden nicht merklich gefärbt.

Ferrozyankaliumreaktion: gute Blaufärbung.

Jodjodkaliumreaktion: Braunfärbung.

Pikrinsäurereaktion: Gelbfärbung.

Pepsinreaktion: Pepsin mit 0,5proz. Salzsäure löst bei 40° langsam; gekochtes Reagens löst nicht.

Trypsinreaktion: Trypsin mit 0,5% Natriumkarbonat löste bei 35° selbst nach 7 Tagen nicht.

Ponceau-6R-Färbung: Färbt gut.

Säuregrünfärbung: Färbt gut.

Quellung und Lösung der großen Kristalle des Serumalbumins Gürber.

Wasser, dann Kalilauge. Ein Kristall, welcher trocken 130 μ lang war, verlängerte sich im Wasser auf 150 μ, nach Zusatz von Kalilauge von 3,3% Gehalt auf 300 μ, ohne daß wesentliche Veränderung der Gestalt eintrat, nach Zusatz von Essigsäure, 50proz., schrumpfte er sofort auf 132 μ zusammen, quoll dann aber wieder auf.

Kalilauge 33%. Verquillt die Kristalle nicht.

Konzentrierte Schwefelsäure. Man sieht das Reagens langsam eindringen, da die Substanz durch den Eintritt der Säure stärker lichtbrechend und entfärbt wird; es tritt eine schwächere Vergrößerung des Volumens ein, die annähernd der beim Wassereintritt beobachteten gleich ist.

1,5, 16, 25 und 33proz. Salpetersäure lösen nicht.

25proz. Salzsäure löst nicht.

Chloralhydrat (2 + 5) löst die Kristalle nicht. Auch hier sieht man das Eindringen der Lösung deutlich.

Interessant ist es, daß Wichmann (1899, S. 584) fand, daß die Kristalle so viel Kadmiumwolframat aufnehmen, daß ihr spez. Gewicht stark zunahm und daß sie stärker lichtbrechend wurden. Es würde sich wohl der Gesamtraum ihrer Poren feststellen lassen, wenn man einen solchen Versuch quantitativ verfolgte.

Wenn wir jetzt zur Besprechung der Eigenschaften übergehen, welche an den in der Zelle vorkommenden Eiweißkristallen beobachtet wurden, so legen wir dabei unseren Betrachtungen alle diejenigen Gebilde zugrunde, welche in der Literatur mit einigem Rechte als Eiweißkristalle bezeichnet werden. Die meisten der in der Literatur Eiweißkristalle genannten Gebilde sind wohl wirklich solche, wenn auch in sehr vielen Fällen die Begründung dafür sehr unvollkommen ist, daß sie mit Recht so genannt werden dürfen. Wir werden über diese Frage in dem Folgenden noch zu reden haben.

Tabellen über das Vorkommen von Eiweißkristallen in den verschiedenen Organen des Protoplasten bei den verschiedenen Sippen des Pflanzenreichs.

Vorkommen der Eiweißkristalle im Protoplasten der Familien der Angiospermen.

Zytoplasma[1])	Aleuronkörner	Zellkern[1])	Autoplasten	Leukoplasten	Chromoplasten
—	—	—	Aceraceae[3])	—	—
—	—	—	Amarantaceae[3])	Amarantaceae[3])	—
Amaryllidaceae	—	Amaryllidaceae	—	—	Amaryllidaceae[8])
Araceae	—	—	—	—	Araceae[8])
—	—	—	Araliaceae[10])	—	—
—	Arctocarpeae.	—	—	—	—
Balsaminaceae	—	—	—	—	—
—	—	—	Berberidaceae[3])	—	—
—	—	Bignoniaceae	—	—	—
—	—	—	Borraginaceae[8])	Borraginaceae[8])	—
Cactaceae	—	—	—	—	—
Campanulaceae	—	Campanulaceae	—	—	—
—	—	—	Cannaceae[4])	Cannaceae[4])	Cannaceae[8])
—	—	—	Caprifoliaceae[8])	—	Caprifoliaceae[8])
—	—	—	Caryophyllaceae[3])	Caryophyllaceae[8])	—
—	—	Candollaceae	—	—	—
—	—	—	—	—	Compositae[6]) [8])
—	—	Convolvulaceae	Convolvulaceae[3])	—	—
—	Cucurbitaceae	—	—	—	—
—	—	Ericaceae	—	—	—
Euphorbiaceae	Euphorbiaceae	—	—	—	—
—	—	Gentianaceae	—	—	—
—	—	Gesneriaceae	—	—	—
—	—	Haloragaceae	—	—	—
Iridaceae	—	—	—	—	—
—	Juglandaceae	—	—	—	—
—	Labiatae	—	—	—	—
—	Lecythidaceae	—	—	—	—

Leguminosae	—	—	—	—	—
—	—	Lentibulariaceae	—	—	—
—	—	Liliaceae	—	Liliaceae[8])	Liliaceae[8])
—	Linaceae	Linaceae	—	—	—
—	Moraceae	—	—	—	—
—	—	Musaceae	—	—	Musaceae[8])
—	Myristicaceae	—	—	—	—
Nepenthaceae	—	—	—	—	—
Nymphaeaceae	—	—	—	—	—
—	—	Oleaceae	—	—	—
Orchidaceae	—	—	Orchidaceae[3]) [4]) [5])	Orchidaceae[3]) [4]) [5])	Orchidaceae[6]) [7])
—	Palmae	—	—	—	—
—	Papaveraceae	—	—	—	—
—	—	Papilionaceae	—	—	—
Passifloraceae	—	—	—	—	—
Phytolaccaceae	—	Phytolaccaceae	—	—	—
—	Ranunculaceae	—	—	—	Ranunculaceae[8])
—	Rutaceae	—	—	—	—
Rhinanthaceae	—	Rhinanthaceae	—	Rhinanthaceae[2])	—
Scrophulariaceae	Scrophulariaceae	Scrophulariaceae	—	—	—
Solanaceae	Solanaceae	—	—	—	—
—	Umbelliferae	—	—	—	—
—	—	Urticaceae	Urticaceae[11])	Urticaceae[9])	—
—	—	Verbenaceae	—	—	—
—	Vitaceae	—	—	—	—

[1]) Über Eiweißkristalle im Zellkern finden sich Literaturangaben bei Zimmermann (1896, S. 46) und Molisch (1913, S. 329), über Eiweißkristalle im Zytoplasma bei Molisch (1913, S. 332) und Zimmermann (1893, S. 125). Ein Verzeichnis der Pflanzen, bei denen Zimmermann vergeblich nach Eiweiskristallen in den Kernen suchte, findet man bei Zimmermann (1893, S. 138).

[2]) Heinricher (1900, S. 46).

[3]) Zimmermann (1893, S. 149).

[4]) Schimper (1880, S. 889 und 902).

[5]) Arthur Meyer (1883a, S. 530).

[6]) Schimper, (1883).

[7]) Arthur Meyer (1883).

[8]) Schimper (1885, S. 68).

[9]) Molisch (1901, S. 22).

[10]) Zimmermann (1893, S. 150).

[11]) Binz (1892).

Vorkommen der Eiweißkristalle in den verschiedenen Sippen des Pflanzenreichs, in den Geweben und in dem Protoplasten.

Wie aus den beifolgenden Tabellen hervorgeht, kommen Eiweißkristalle bei den Angiospermen, Gymnospermen, Pteridophyten, Algen und Pilzen vor. Unter den Moosen kennt man sie nur bei Anthoceros. Bei den Angiospermen sind Eiweißkristalle in mehr als 50 Familien nachgewiesen worden.

Es ist wohl anzunehmen, daß das Auftreten von Eiweißkristallen im Protoplasten in erster Linie abhängig ist von der Leichtigkeit, mit welcher die im Protoplasten vorkommenden Eiweißarten kristallisieren. Da die Zahl der im Pflanzenreiche vorkommenden Eiweißarten, wie aus den Untersuchungen von Osborne schon hervorgeht, eine unendlich große und ihre Kristallisationsfähigkeit unter den in dem Protoplasten gegebenen Verhältnissen wohl sehr verschiedenartig sein wird, so ist eine gewisse Regellosigkeit des Vorkommens der Eiweißkristalle zu erwarten. Verständlich wird es danach aber auch sein, daß manche Familien in vielen Spezies Eiweißkristalle zeigen. Osborne fand ja schon bei den Samen, daß naheverwandte Spezies, ja naheverwandte Familien ähnliche Eiweißkörper in den Protoplasten führen.

Vorkommen der Eiweißkristalle im Protoplasten der Familien der Gymnospermen.

Zytoplasma	Zytoplasma in Aleuronkörnern	Zellkern	Leukoplasten
?Abieteae (Höhnel 1881)	Abieteae (Vines 1881)	—	—
—	Cupresseae (Lüdtke 1891)	—	—
—	—	—	?Cycadaceae (Meyer 1883); Zimmermann 1893, S. 66, fand keine Eiweißkristalle)
—	Taxaceae (Vines 1881)	—	—

Vorkommen der Eiweißkristalle im Protoplasten der Pteridophyten. Filicales.

Zytoplasma	Zellkern	Trophoplasten
—	Cyatheaceae (Poirault, 1893, Zimmermann, 1893, S. 64)	—
—	Parkeriaceae (Poirault, 1893, Zimmermann 1893, S. 64)	—
Polypodiaceae, (Poirault Zimmermann, S. 64)	Polypodiaceae (Poirault, Zimmermann, S. 64)	—
—	Schizaeaceae (Poirault, Zimmermann, S. 62)	—

Vergeblich hat Zimmermann bei Psilotum und Selaginella nach Eiweißkristallen gesucht.

Vorkommen der Eiweißkristalle im Protoplasten der Bryophyten.

Zytoplasma	Zellkern	Autoplast
—	—	Anthocerotaceae

Vorkommen der Eiweißkristalle im Protoplasten der Familien der Algen.

Cytoplasma	Autoplasten
—	Diatomeen (Heinzerling 1908)
Ectocarpaceae[1]) (Berthold 1886, S. 57)	Bangiaceae (Schmitz 1882)
—	Helminthocladiaceae (Schmitz 1882)
Rhodomelaceae (?) (Klein[1]) 1882)	—
Ceramiaceae (?) (Klein 1882)	—
—	Euglenaceae (Schmitz 1882, S. 41)
—	Desmidiaceae (Schmitz 1882, S. 44)
—	Zygnemataceae (Schmitz 1882, S. 44)
—	Volvocaceae (Schmitz 1882, S. 43)
—	Protococcaceae (Hieronymus 1892)
—	Botrydiaceae (Klebs 1896)
—	Tetrasporaceae (Schmitz, S. 43)
—	Hydrodictyaceae (Klebs 1891, S. 825, Schmitz 1882, S. 43)
Codiaceae (Berthold 1880 u. 1886, S. 57; Wakker 1888, S. 469)	—
Bryopsidaceae (?) Klein 1882, S. 29)	Bryopsidaceae (Schmitz 1882, S. 43)
—	Caulerpaceae (Schmitz 1882, S. 43)
Derbesiaceae (Berthold 1886, S. 57; Wakker 1888, S. 469)	—
—	Ulvaceae (Schmitz 1882, S. 43)
—	Ulothrichaceae (Schmitz 1882, S. 43)
—	Chaetophoraceae (Schmitz 1882, S. 43)
—	Coleochaetaceae (Schmitz 1882, S. 43)
—	Oedogoniaceae (Schmitz 1882, S. 43)
Cladophoraceae (?) (Klein 1882, S. 32)	Cladophoraceae (Schmitz 1882, S. 44)

Die Eiweißkristalle fehlen den Chromatophoren aller Phaeophyceen, und unter den grünen Algen fehlen sie bei Microspira, Oocystis, Chroolepus, Vaucheria, Derbesia, Udotea, Halymeta, Codium, Botrydium (Schmitz, 1882). Über das Vorkommen von Eiweißkristallen in Zellkernen der Algen ist mir nichts bekannt geworden.

Vorkommen der Eiweißkristalle in dem Protoplasten verschiedener Familien der Pilze.

Zytoplasma	Zellkern
—	Agaricaceae (Bambeke 1902)
Aspergillaceae (van Tieghem 1875)	—
Mucoraceae (Klein 1872, van Tieghem 1875)	—

So scheinen z. B. die Scrophulariazeen und einige diesen morphologisch nahestehende Familien (Lentibulariazeen, Gesneraceen, Bignoniazeen, Verbenazeen; Zimmermann, 1893, S. 123) in sehr vielen Spezies leicht kristallisierende Eiweißkörper zu enthalten. Reich scheinen auch die Campanulazeen an solchen Stoffen zu sein. Demgegenüber fehlen leicht kristallisierende Eiweißkörper anscheinend den Gramineen, Crassulazeen und Kompositen.

[1]) Nach Berthold (1886, S. 57) fehlen die aus „eiweißartiger Substanz" bestehenden, den Farbkörpern der Ectocarpaceen seitlich ansitzenden, tröpfchenartigen Gebilde, die vielleicht auch zähflüssig und nicht kristallinisch sind, bei Sporochnus, Chaetopteris, Halopteris, Sphacelaria tribuloides, Cutleria und den Dictyotazeen. Die Angaben von Klein sind unsicher und deshalb mit „?" versehen.

Über die Verteilung der Eiweißkristalle auf die Organe der Angiospermen ist zu sagen, daß sie in allen Organen der Pflanze vorkommen können, ja daß sie sogar in einer Spezies allen ihren Organen zukommen können. So hat Heinricher (1900) bei Lathraea squamaria Eiweißkristalle in den Zellkernen aller Organe aufgefunden. In den Embryonen der Samen sind bekanntermaßen die Eiweißkristalle häufig in den Aleuronkörnern, aber in den Keimblättern von Impatiens Balsamina fand Amadei (1898) Eiweißkristalle auch im Zytoplasma. In oberirdischen Achsen sind Eiweißkristalle im Zellkern bei Mimulus Tilingii (Zimmermann, 1893, S. 74) und bei Campanula trachelium gefunden worden. In Laubblättern sind Eiweißkristalle sehr häufig beobachtet worden: Zellkern-Eiweißkristalle bei Syringa (Stock, 1893, S. 18), Pinguicula (Klein, 1882, S. 61), Mimulus (Zimmermann, 1893, S. 74); Zytoplasma-Eiweißkristalle bei Vanda furva (Zimmermann, 1893, S. 156); Chromatophoren-Eiweißkristalle bei Berberis vulgaris, Acer platanoides, Convolvulus tricolor (Zimmermann, 1893, S. 149). Die Knospenschuppen von Fraxinus enthalten in den Zellkernen Eiweißkristalle (Stock, 1892, S. 222). Alle Blattorgane der Blüte von Galtonia candicans (Leitgeb, 1888, S. 17) enthielten Eiweißkristalle in den Zellkernen. In der Wurzel von Campanula trachelium wurden im Zellkern Eiweißkristalle gefunden (Zimmermann, 1893, S. 73), auch in dem nahezu reifen Perikarp von Campanula persicifolia fand sie Zimmermann im gleichen Organe. Im Endosperm der Samen sind Zytoplasma-Eiweißkristalle bekanntermaßen häufig; bei Alectorolophus sind dort auch im Zellkerne Eiweißkristalle gefunden worden.

Nicht in allen Zellarten der höheren Pflanzen sind bisher Eiweißkristalle beobachtet worden. Es mögen zuerst diejenigen Zellarten aufgeführt werden, in denen sie gefunden wurden.

Epidermiszellen: Keimblätter von Alectorolophus, Eiweißkristalle in den Zellkernen; Perigonblätter von Galtonia, in den Zellkernen (Leitgeb, 1888).

Parenchymzellen: Parenchym des Siebteils der Kartoffelpflanze, Zytoplasma (Heinricher, 1891); Parenchym der Nähe des Siebteils des Hypokotyls von Alectorolophus, Zellkern (Sperlich, 1906); Rindenparenchym der Wurzel von Alectorolophus, Zellkern (Sperlich, 1906); Parenchym der Achsenknolle von Tecophyla cyanocrocus, Zytoplasma (Wakker); Palisadenzellen der Blätter von Campanula persicifolia, Zellkern (Zimmermann, 1895); Zellen der Korollenhaare von Pinguicula, Zellkern (Russow, 1881); Stielzellen der Drüsenhaare von Pinguicula, Zellkern (Russow).

Endospermzellen: Aleuron.

Schleimschläuche: Nerium curvifolia (Molisch, 1901), Zellkern.

In Epiblemzellen, Kollenchymzellen, Endodermzellen, Interkutiszellen sind Eiweißkristalle nicht gefunden worden und in Siebröhren sind nur einmal von Mrazek (1910) Gebilde gesehen worden, die er für Eiweißkristalle hielt. Wenn wir von Embryonen mit embryonalen Geweben absehen, so sind in Meristemzellen niemals Eiweißkristalle aufgefunden worden (Sperlich, 1906, S. 12).

Bei allen diesen Zellarten handelt es sich um solche, welche ganz allgemein arm an Reservestoffen sind.

Betonen möchte ich nochmals, daß sich die Eiweißkristalle im Parenchym gewöhnlich da besonders häufig finden, wo wir gewöhnt sind, auch andere Reservestoffe als Eiweiß reichlich angehäuft zu finden, z. B. in der Nähe der Leitbündel, besonders der Siebteile und in der Nähe der Vegetationspunkte (Sperlich, 1906).

Wie aus der Tabelle hervorgeht, können Eiweißkristalle in allen Organen des Protoplasten der Angiospermen gebildet werden. Zytoplasma und Zellkern scheinen dabei gleich häufig die Orte für die Bildung der Eiweißkristalle zu sein, während Familien, bei denen in den Trophoplasten Eiweißkristalle auftreten können, in geringerer Zahl bekannt geworden sind. Unter den Angiospermenfamilien gibt es solche, bei denen Zellkerne, Zytoplasma und Trophoplasten Eiweißkristalle enthalten können, so z. B. die Amaryllidaceen und die Rhinanthaceen. Bei den Gymnospermen scheinen die Organe relativ selten Eiweiß in Kristallform in sich abzulagern, obgleich leichter kristallisierende Eiweißkörper vorhanden sind, welche in den Aleuronkörnern zur Kristallisation gelangen. Noch seltener scheinen Eiweißkristalle bei den Moosen zu sein, bei denen bisher nur bei Anthoceros anscheinend kristallinisches Eiweiß gefunden wurde. Sehr interessant ist es, daß bei den Algen sich niemals in den Zellkernen Eiweißkristalle bilden. Man könnte denken, daß infolge der Ausbildung einer besonderen Einrichtung für die Speicherung von Reserveeiweiß in Form der „Pyreoide“ die Eiweißansammlung im Zellkern geringer werde.

Auch im Zytoplasma scheiden sich keine Eiweißstoffe in Form von Kristallen bei denjenigen Algen aus, welche Pyrenoide führen, während pyrenoidfreie Algen im Zytoplasma Eiweißkristalle bilden können.

Der einzelne Protoplast enthält sehr häufig Eiweißkristalle nur in einem Organ, so z. B. finden sich Eiweißkristalle in den Epidermiszellen von Polypodium ireoides und Phyllocactus phyllanthoides stets nur im Zytoplasma, in den Zellen von Mimulus Tilingii, Campanula trachelium, Hippuris vulgaris nur im Zellkern (Zimmermann, 1893, S. 71, 72, 74), in den Zellen von Chrysanthemum phoeniceum (Schimper, 1885, S. 114) und von Anthoceros nur in den Chromatophoren. Jedoch wurden bei Lathraea squamaria (Heinricher, 1900, S. 40) und im Endosperm von Alectorolophus sowohl im Zellkern als im Zytoplasma ein und desselben Protoplasten Eiweißkristalle beobachtet. Im Zellkerne und den Trophoplasten eines Zellindividuums fand Stock (1893, S. 232) Eiweißkristalle bei Blättern, welche auf Salpeterlösung gelegen hatten.

Hervorzuheben ist, daß unter Umständen, welche ganz allgemein eine Anhäufung von Eiweißstoffen in der Zelle bewirken, Eiweißkristalle in zwei Organen einer Zelle auftreten können, die sonst nur in einem Organe Kristalle bildet. Dabei hat es den Anschein, als scheide sich bei Eiweißüberschuß in der Zelle das Eiweiß in Form von Kristallen zuerst im Zellkern, dann in den Chromatophoren, zuletzt im Zytoplasma aus. Stock (1893) fand nämlich zuerst, daß bei Rivina humilis, deren Protoplasten unter

normalen Verhältnissen nur im Zellkern Eiweißkristalle führen, bei Eiweißanhäufung veranlassendem Kalkmangel auch im Zytoplasma Eiweißkristalle auftreten. Unter gleichen Verhältnissen entstanden bei Veronica chamaedris ferner zuerst im Zellkern, dann in den Trophoplasten Eiweißkristalle, und in den auf 0,3proz. Salpeterlösung liegenden Blättern von Achyranthes (S. 232), welche normalerweise nur in den Trophoplasten Eiweißkristalle enthielten, entstanden auch im Zytoplasma Eiweißkristalle.

Die Eiweißkristalle können in den Organen des Protoplasten in Einzahl und Mehrzahl auftreten. So liegen z. B. in der Blattepidermis von Pinguicula die Eiweißkristalle selten einzeln, meist zu mehreren, oft bis zu 20 beieinander (Klein, 1882); ähnlich verhält es sich bei den Zellkernen der Samenknospen von Lathraea (Radlkofer, 1859). Bei den Angiospermen liegt häufig nur ein Eiweißkristall in einem Trophoplasten, doch können auch mehrere darin gebildet werden (Canna; Schimper, 1885, Taf. II, Fig. 2). Ebenso verhält es sich bei den Eiweißkristallen des Zytoplasmas.

Wenn auch mehrere Kristalle in einem Individuum eines Organes des Protoplasten unter Umständen eine untereinander verschiedene Ausbildung der Kristalle zeigen können, wie z. B. die Zellkern-Eiweißkristalle von Campanula trachelium oder die Eiweißkristalle der Trophoplasten von Canna Warszewiczii (Schimper, 1885, Taf. II, Fig. 2—6), welche Kristallnadeln und Oktaeder sind, so ist doch niemals nachgewiesen worden, daß die untereinander verschiedenen Kristalle aus verschiedenen Eiweißarten bestehen. Nach meinen Untersuchungen bei Campanula trachelium scheint es wohl ziemlich sicher, daß die sehr verschiedenartig ausgebildeten Eiweißkristalle der Zellkerne dieser Pflanze aus ein und demselben Eiweißkörper bestehen.

Im Zytoplasma entstehen die Eiweißkristalle nicht selten in einem Zellsafttropfen, in einer größeren oder kleineren Zellsaftvakuole. So z. B. verhält es sich nach Wakker (1888, S. 470) mit den Eiweißkristallen von Pothos. Für die Eiweißkristalle des Zytoplasmas von Polypodium ireoides führte Zimmermann (1893, S. 68—70) den sicheren Beweis, daß sie in einem Zellsafttropfen liegen, und ich habe für die Eiweißkristalle der Kladodien von Phyllocactus gezeigt, daß sie die Zentralvakuole durchsetzen. Auch die Eiweißkristalle der Aleuronkörner wachsen in einem Zellsafttröpfchen heran. Aber die Eiweißkristalle können sicher auch direkt umgeben von der Masse des Zytoplasmas entstehen. So verhält es sich z. B. bei den Eiweißkristallen der Kartoffelknolle (Wakker, 1888, S. 470) und bei den Eiweißkristallen des Zytoplasmas von Lathraea (Heinricher, 1900, S. 39). In Zellkernen und Trophoplasten sind die Eiweißkristalle immer direkt umschlossen von der Substanz der Organe und scheinen mir auch stets ganz davon umhüllt zu bleiben. In manchen Fällen, vorzüglich dann, wenn schlank nadelförmige Kristalle die Organe stark dehnen, wie z. B. die Kristalle der Trophoplasten von Neottia (Schimper 1885a, Tf. III, Fig. 15), könnte man meinen, sie durchbrächen die Masse des Organs, in dem sie entstanden sind. Wenn ich aber die Erfahrung berücksichtige, daß die größten Stärkekörner, welche die

Trophoplastensubstanz ungemein dehnen, doch auf ihrer ganzen Oberfläche lückenlos von der Substanz des Trophoplasten überzogen bleiben, so erscheint es mir viel wahrscheinlicher, daß es sich bei den Eiweißkristallen ebenso verhält.

Interessant ist das Verhalten der Eiweißkristalle der Kerne bei der Karyokinese. Nach Zimmermann's Angabe (1893, S. 141) werden die Kristalle dabei aus dem Kerne ausgestoßen und gelangen in das Zytoplasma, in dem sie bald gelöst werden. In den Tochterkernen entstehen die Kristalle neu. Zimmermann sagt (S. 142): „Wie Fig. 4 zeigt, besteht schon zur Zeit der Metakinese kein Zusammenhang mehr zwischen den Kristalloiden und der chromatischen Kernfigur. Noch auffallender wird aber diese Trennung zur Zeit des Diasters und des Dispirems (Fig. 1 und 3); hier liegen die Kristalloide oft weit getrennt von den beiden Tochterkernen, innerhalb derer von Kristalloiden noch keine Spur zu beobachten ist. Dagegen waren in dem in Fig. 2 abgebildeten Stadium bereits kleine Kristalloide innerhalb der Kerne gebildet während gleichzeitig noch große Kristalloide frei im Zytoplasma sichtbar waren."

Fig. 20. Zelle aus der Fruchtknotenwandung von Melampyrum arvense; Doppelfärbung Hämatoxylin-Säurefuchsin. Nach Fig. 1, Taf. IV, Zimmermann 1893.

Sperlich konnte solche Bilder, wie sie Zimmermann sah, nicht beobachten. Er sagt (1906, S. 10): „Wo immer im Gewebe, welche Kernkristalle führen, Teilungsstadien zu beobachten waren, fehlte in den in Teilung begriffenen Kernen, aber auch im Plasma der betreffenden Zelle, jede Spur einer Kristallmasse. — Da ich auch Anfangsphasen der Karyokinese in kristallreichen Geweben stets ohne jede Spur von Kristalloiden beobachtete, so schließe ich, daß die Kristalloide schon vor Beginn des Teilungsprozesses aus den Kernen herausgelöst werden."

Es scheint die Sache also so zu sein, daß die Kristalle während der Kernteilung ganz oder teilweise gelöst werden. Werden sie nicht völlig gelöst, so wird der Rest in das Zytoplasma ausgestoßen, um nachträglich dort der Lösung anheimzufallen.

Makro- und Mikrochemie der Eiweißkristalle des Protoplasten.

Eine makrochemische Untersuchung ist von keinem Eiweißkristall des Protoplasten ausgeführt worden, obgleich es nicht schwierig ist, solche Eiweißkristalle genügend rein zu gewinnen. Ich habe etwas größere Mengen der Eiweißkristalle von Bertholletiasamen leicht in folgender Weise recht rein darstellen können. Die Veränderungen, welche dabei mit den Kristallen gegenüber den in den Samen liegenden vor sich gehen, sind dabei nicht merklich. Die Aleuronkörner wurden mit reinem Petroleumäther isoliert. Die sorgfältig durch Abschlemmen gereinigten Aleuronkörner wurden dann sofort mehrere Tage mit öfter gewechseltem Wasser

gewaschen, um die Grundmasse zu entfernen, hierauf einmal mit ganz schwach mit Essigsäure angesäuertem Wasser tüchtig geschüttelt und nach der so erfolgten Auflösung der Globoide wieder ein paar Tage lang mit öfter gewechseltem Wasser gewaschen. Alles Auswaschen erfolgte unter Dekantation.

Obgleich Untersuchungen mit solchen isolierten Kristallen nicht vorgenommen wurden, können wir doch sagen, daß die chemische Natur der Eiweißkristalle der Samen von Bertholletia annähernd bekannt ist.

Maschke (1858 und 1859) und Schmiedeberg (1877) haben nämlich die isolierten Aleuronkörner dieser Samen gelöst und aus dieser Lösung Kristalle eines Eiweißkörpers erhalten, welche wohl aus demselben Eiweißkörper bestanden, aus dem Kristalle gebildet waren, welche Osborne (zu 20%) aus Samenpulver darstellte. Von diesen Kristallen sagt Osborne (1910, S. 143): „Der Referent fand nämlich, daß durch Sättigung eines Kochsalzextraktes des ölfreien Mehles dieser Nüsse mit Ammoniumsulfat, Auflösen des entstandenen Niederschlags in verdünnter Kochsalzlösung und Dialysieren der klaren Lösung gegen fließendes Wasser schöne und vollkommen kristallinische Präparate erhalten werden können; er nannte dieses Protein Excelsin."

Diese Kristalle bestehen nach der Ansicht Osborne's wahrscheinlich aus einer Verbindung des Excelsins mit Salzsäure. Osborne sagt davon weiter: „Dieses Excelsinsalz kann leicht in kristallinischer Form erhalten werden, wobei die Kristalle hexagonale Platten bilden, deren Kanten durch Flächen begrenzt werden, welche die parallelen Flächen im Winkel schneiden; diese Flächen sind abwechselnd nach entgegengesetzen Richtungen geneigt. Eine ähnliche Form kann aus einem Oktaeder nachgebildet werden, indem dasselbe parallel zu einer seiner Flächen durchschnitten wird. Daß dies wahrscheinlich die Konfiguration dieser Kristalle ist, wird durch die Tatsache angezeigt, daß sie auf polarisiertes Licht ohne Einfluß sind. Die künstlich erhaltenen Kristalle weichen in ihrer Form von jenen, die innerhalb der Samenzellen natürlich vorkommen, ab, der Beweis eines Unterschiedes in ihren Proteinbestandteilen wurde aber bisher noch nicht erbracht."

Ich meine nun auch, daß wir annehmen dürfen, daß die aus den Aleuronkörnern erhaltenen Kristalle Maschke's aus der Substanz der schon dort kristallisiert vorliegenden Eiweißsubstanz entstanden sind, und daß demnach auch die Excelsinkristalle aus derselben Proteinsubtanz bestehen wie die natürlichen Eiweißkristalle der Aleuronkörner. Dabei kann es ja sein, daß die beiden Kristalle Verbindungen desselben Eiweißkörpers mit äußerst kleinen Mengen verschiedenartiger Säuren oder Basen sind.

Die Excelsinkristalle sind im reinen Wasser unlöslich. Neutralisiert man die Kristalle in Wasser gegen Phenolphtalein mit Kaliumhydroxyd, so wird es gelöst. Das freie Excelsin ist also anscheinend im Wasser löslich. Auch in 10proz. und gesättigter Kochsalzlösung ist es löslich. In zu 46% gesättigter Ammoniumsulfatlösung ist es unlöslich. Excelsin gibt alle Farbenreaktionen der Proteine (Osborne in Abderhalden 1910, S. 296). Excelsin

ist ein Globulin von der Elementarzusammensetzung: C 52,2; H 6,9; N 18,2; S 1,1; O 21,6 Prozent.

Die Hydrolysationsprodukte von Excelsin sind von Osborne und Clapp mit folgenden Resultaten bestimmt worden:

Glycocoll	0,60
Alanin	2,33
Valin	1,51
Leucin	8,70
Prolin	3,65
Phenylalanin	3,55
Asparaginsäure	3,85
Glutaminsäure	12,94
Tyrosin	3,03
Arginin	14,29
Histidin	2,50
Lysin	1,64
Ammoniak	1,80
Tryptophan	+
	60,39

Über die Makrochemie der Eiweißkristalle anderer Aleuronkörner ist noch weniger Sicheres auszusagen als über die der Eiweißkristalle von Bertholletia. Nur mag betont werden, daß auch aus den Pulvern anderer Eiweißkristalle führenden Samen künstliche Eiweißkristalle erhalten wurden, deren Chemie untersucht worden ist. So liefert Cucurbita Kristalle des Chlorids des Kürbissamen-Globulins, ähnlich Rhicinus (12%), Linum und Cocos Kristalle besonderer Globuline. Ich will gleich hier noch bemerken, daß Kritzler (1900, S. 71) aus seinen mikrochemischen Versuchen mit verschiedenen Lösungsmitteln der Eiweißkörper über die chemische Natur der Eiweißkristalle verschiedener Aleuronkörner folgenden Schluß zieht: „Es kann nach meinen Versuchen nicht mehr zweifelhaft erscheinen, daß die Aleuronkörner der von mir untersuchten Pflanzensamen hauptsächlich aus Globulinen bestehen. Die Unlöslichkeit der Kristalloide in Wasser mit schwachem Kochsalzgehalt und ihre Löslichkeit in stärkeren Kochsalzlösungen; die Unlöslichkeit oder Schwerlöslichkeit derselben in konzentrierter Magnesiumsulfatlösung, sowie ihre Unlöslichkeit in konzentrierter Ammonsulfat- und in konzentrierter, mit einer Spur Essigsäure angesäuerter Kochsalzlösung, ferner ihr Verhalten gegen verdünnte und konzentrierte Monokaliumphosphatlösung weisen unbedingt auf Eiweißkörper mit dem Charakter der Globuline hin. Die Schichtenbildung der Kristalloide bei den Lösungsversuchen mit verdünnten und sukzessive verstärkten Normalsalzlösungen, also die schichtenweise Auflösung der Proteinstoffe in obigen Lösungen, zeigen aufs deutlichste, daß Globuline verschiedener Löslichkeit in den Kristalloiden vorhanden sind.“ Dazu ist zu bemerken, daß die Schichten der porösen Eiweißkristalle auch dadurch verschieden löslich sein könnten, daß sie, bei Gleichartigkeit der Substanz verschieden dicht wären. Wie diese verschiedene Dichtigkeit entstanden sei, wäre dabei noch zu erklären.

Für unsere Zwecke ist die Feststellung am wichtigsten, ob ein in der Zelle vorkommender Kristall aus Eiweißkörpern besteht oder nicht. Wir werden das in den allermeisten Fällen nur mit

Hilfe von mikrochemischen Methoden entscheiden können. Die wichtigsten der für die Erkennung der Eiweißkörper im allgemeinen brauchbaren Reaktionen mögen hier zusammengestellt werden.

Mikrochemische Reaktionen zur Erkennung der Eiweißkristalle.

Wird die Mehrzahl der folgenden Reaktionen von einem koagulierten Einschluß gegeben, so kann man schließen, daß sich an seinem Aufbau Eiweißkörper beteiligen. Die wichtigsten und beweisendsten Reaktionen sind zuerst gestellt. Ich verweise auch auf die Besprechung der Farbenreaktionen bei Abderhalden (1914, S. 378) und bei Cohnheim (1913, S. 109).

Für alle mikrochemischen Farbenreaktionen, welche in diesem Buche angegeben sind, gilt, daß sie mit homogener Immersion $^1/_{12}$ n. A. 1,3 oder mit homogener Immersion $^1/_7$ n. A. 0,9 von Zeiß bei Tageslicht beobachtet worden sind. Objektiv und Lichtquelle sind für die zur Beobachtung kommende Färbung eines Objekts bekanntermaßen von großer Bedeutung.

Als Vorreaktion für Eiweißkristalle, das heißt als eine Reaktion, deren Eintreten als Fingerzeig dafür dienen kann, daß ein kristallinisches ergastisches Gebilde aus Eiweißkörpern bestehen kann, ist folgende Reaktion zu gebrauchen.

Man wirft dünne Schnitte in absoluten Alkohol, läßt sie 12 Stunden darin und legt sie dann 3 bis 6 Stunden in Ponceaulösung oder in eine 0,2-proz. wässerige Lösung von Säurefuchsin. Man wäscht die Schnitte in absolutem Alkohol und untersucht sie in diesem oder in Wasser liegend unter dem Mikroskope. Eiweißkristalle sind relativ stark gefärbt. Man fügt dann 2-proz. Kalilauge seitlich dem Präparate zu und untersucht, ob Lösung oder Quellung eintritt. Eiweißkristalle lösen sich.

Reaktion Bi. Biuretreaktion (Cohnheim 1911, S. 3; Arthur Meyer 1901, S. 88; Molisch 1913, S. 280; Tumann 1913, S. 413:

Man kann in verschiedener Weise verfahren: 1. Man legt die Zellen 5 Minuten in 33-proz. Kalilauge, entfernt dann den Überschuß der Kalilauge durch Betupfen des Präparates mit Fließpapier und bringt wenig einer 0,5-proz. Kupfersulfatlösung auf. 2. Man bringt die Präparate 30 Minuten oder länger in eine gesättigte Lösung von Kupfersulfat, spült schnell mit Wasser ab, trocknet mit Fließpapier ab und fügt 50-proz. oder gesättigte Kalilauge hinzu, in welcher man das Präparat bis eine Stunde, so lange, bis Violettfärbung auftritt, liegen läßt. Man darf auch das Präparat mit der Kupfersulfatlösung kochen, wenn es sich um Kristalle handelt, auch das Präparat mit der Kalilauge etwas erwärmen. Es tritt beim Vorhandensein von Eiweißstoffen in genügender Menge eine violette bis rote Färbung auf. 3. Man erhitzt die Präparate unter dem Deckglas mit Fehlings Lösung. Die violette Färbung der ergastischen Gebilde ist, wenn sie eintritt, so meist zart, aber deutlich.

Reaktion K. Koagulation.

Wenn man ergastische Gebilde, welche aus Eiweißkörpern bestehen, in mit Essigsäure ganz schwach angesäuertem Wasser (1 Tropfen Eisessig auf 100 ccm Wasser) erhitzt, so daß das Wasser zum Sieden kommt, so koagulieren die Eiweißkörper. Die meisten lösen sich also in angesäuertem Wasser von 100° nicht. Wenn die koagulierten Gebilde nicht mehr quellbar oder löslich im Wasser oder anderen Flüssigkeiten sind, in denen sie vor der Erhitzung löslich waren, oder wenn sie die Doppelbrechung, welche sie vielleicht vor dem Erhitzen besaßen, durch das Erhitzen verloren, so spricht dieses für ihre Eiweißnatur. Zu beachten ist, daß viele Körper die Hitzekoagulation der Eiweißkörper hemmen (Spiro, Hofmeister's Beiträge, 1903, IV, S. 300, Cohnheim 1913, S. 124).

Reaktion X. Xanthoproteinreaktion.

Man befeuchtet das Präparat mit konzentrierter Salpetersäure von 33 Proz. Gehalt an NO_3H, läßt 10 bis 30 Minuten liegen. Oder man benutzt 16-proz. Salpetersäure und läßt 30 bis 60 Minuten liegen. Eiweißkörper, welche den Tyrosinkomplex enthalten, können sich gelb färben. Setzt man nach Absaugen der Säure Ammoniak im Überschuß zu, so wandelt sich die gelbe Farbe in dunkelgelb oder bräunlich

um. Die eigentlichen Eiweiße lösen sich im Reagenzglase im Überschuß von Salpetersäure nicht, wohl aber die Albumosen (Cohnheim 1911, S. 11). Man verwendet zur mikroskopischen Reaktion mit Alkohol ausgezogene Präparate. Die Gelbfärbung ist bei kleinen mikroskopischen Objekten immer nur schwach.

Reaktion M. Millons Reaktion.

1 ccm Quecksilber wird in 17 ccm reiner Salpetersäure von 1,4 spez. Gewicht in der Kälte gelöst, dann werden 35 ccm Wasser hinzugefügt. Das Reagens darf nicht alt werden. Man läßt die Präparate 20 bis 30 Minuten bei gewöhnlicher Temperatur im Reagens liegen. Die Färbung kleiner Objekte wird rosenrot bis ziegelrot, bleibt aber stets zart. Sie tritt bei Eiweiß, welches die Tyrosingruppe führt, ein. Aromatische Verbindungen, welche Hydroxyl- oder Methylgruppen enthalten (Phenol, Vanillin usw.) liefern die Reaktion auch.

Reaktion A. Aldehydreaktion. (Siehe Molisch 1913, S. 284; Tumann, 1913, S. 414; Mikosch 1890, S. 37.)

Man läßt die Präparate 24 Stunden in einer 0,5-proz. Vanillinlösung in 95-proz. Alkohol liegen, bringt sie dann auf den Objektträger, trocknet sie mit Fließpapier ab und fügt einen Tropfen einer Mischung von gleichviel konz. Schwefelsäure und Wasser, der eine Kleinigkeit einer Ferrisulfatlösung zugesetzt wurde, hinzu. Das Präparat bleibt bis zum Eintritt der violetten bis blauen Färbung, 10 Minuten bis ein paar Stunden, in der Schwefelsäure unter dem Deckglase liegen.

Die Färbung erscheint schneller, wenn man gelind erwärmt. Die Reaktion tritt nur bei solchen Eiweißkörpern ein, welche eine Skatolgruppe enthalten.

Reaktion F. Ferrozyankalium-Reaktion. (Molisch 1913, S. 281; Tumann 1913, S. 413.)

Man legt die Präparate 4 Stunden in eine frisch bereitete Mischung von 2 Volumen einer 5-proz. Lösung von gelbem Blutlaugensalz und 1 Volumen konzentrierter Essigsäure von 1,064 spez. Gewicht und wäscht sie dann mit 60-proz. Alkohol einige Stunden, bis zum Verschwinden der sauren Reaktion, aus. Hierauf setzt man Eisenchloridlösung (1 Volumen Liquor ferri sesquichloratum der Apotheke und 9 Volumen Wasser) hinzu.

Die Eiweißkörper binden das Ferrozyankalium und dieses erzeugt mit dem Eisenchlorid Berlinerblau, welches die ergastischen Gebilde blau färbt. (Über den Wert der Reaktion siehe auch Zacharias 1887, S. 581.)

Reaktion J. Jodjodkalium-Reaktion.

Jodjodkalium: Jod 2 g, Jodkalium 1 g, Wasser 200 g. Die aus Eiweiß bestehenden ergastischen Gebilde speichern das Jod mit brauner Farbe. Viele andere Körper, z. B. Fette, färben sich jedoch durch Jod auch braun.

Reaktion P. Pikrinsäurereaktion.

Man legt die frischen oder mit Alkohol ausgezogenen Präparate 30 bis 60 Minuten in konzentrierte Lösung einer wässerigen Pikrinsäure, wäscht sie dann mit Wasser ab und untersucht sie im Wasser oder Glyzerin. Die aus Eiweiß bestehenden ergastischen Gebilde lösen sich dann in Wasser und in Glyzerin nicht und sind gelb gefärbt.

Reaktion PE. Pepsinreaktion.

Pepsinlösung: 0,5 g Pepsin (Pepsin. pur. in lamellis von Friedrich Witte in Rostock), 0,5 g Salzsäure (1,126 spez. Gewicht), Wasser 100 g. Mit gekochtem Hühnereiweiß vorher zu prüfen. Von 2 mit Alkohol ausgezogenen Präparaten wird das eine in ein Stöpselgläschen mit etwas abgekochter Pepsinlösung und etwas Toluol, das andere in ein Gläschen mit etwas Pepsinlösung und ein paar Tropfen Toluol gebracht und beides bei 40° stehen gelassen. Pepsin greift alle einfachen und zusammengesetzten Eiweiße, nicht die Protamine an. Löst sich ein ergastisches Gebilde in der gekochten Pepsinlösung nicht, wohl aber in der ungekochten, so spricht das für seine Eiweißnatur.

Reaktion TE. Trypsinreaktion. Trypsinlösung: 0,5 g Trypsin (Witte in Rostock), 0,25 g Soda, 50 ccm Wasser. Mit Muskelfleisch vorher zu prüfen.

Die Präparate werden in gleicher Weise wie bei der vorigen Reaktion mit Pepsinlösung mit der Trypsinlösung und mit dem abgekochten Reagens behandelt. Die Trypsinlösung löst sehr viele Eiweißkörper auf. Ausnahmen bilden das Serumalbumin, das Eieralbumin, überhaupt die Albumine, ferner das Kollagen. Es ist sehr darauf zu achten, daß die Enzymlösung während ihrer Einwirkung bakterienfrei

bleibt. Koagulation der Eiweißkörper setzt ihre Verdaulichkeit in Pepsin oder Trypsin häufig herab oder hebt sie auch manchmal ganz auf (Cohnheim 1913, S. 126).

Reaktion S. Alkoholreaktion. Alle 3 Eiweißstoffe sind in absolutem Alkohol unlöslich. Selbst das Zein löst sich nur noch in 96-proz. Alkohol und die allermeisten Eiweißkörper sind selbst in 96-proz. Alkohol unlöslich. Kristalle, welche sich in absolutem Alkohol lösen, sind also keine Eiweißkristalle. Bei mikrochemischen Reaktionen ist zu beachten, daß bei langsamem Zutritt des Alkohols zu der Zelle diese abstirbt und der Zellsaft unter Umständen den Kristall lösen kann.

Reaktion K. Kalilaugereaktion. 2- bis 5-proz. Kaliumhydroxyd-Lösung. Die meisten Eiweißkörper werden von 2- bis 5-proz. Kalilauge gelöst oder gequollen, auch die denaturierten. Die Eiweißkristalle der Protoplasten lösen sich in undenaturiertem Zustande alle (Cohnheim 1911, S. 159). Gesättigte Kalilauge löst Eiweißkristalle wohl allermeist nicht, verquillt sie aber meist.

Färbungsverfahren für Eiweißkristalle.

Die Eiweißkristalle sind sehr porös und nehmen Farbstoffe aller Art (Eosin, Gentianaviolett, Safranin, Karmin, Hämatoxylinfarben usw.) leicht in sich auf. Eine relativ leichte und schnelle Aufnahme von Farbstoffen durch einen Kristall eines Protoplasten spricht zwar für dessen Eiweißnatur, kann aber niemals als ein Beweis dafür angesehen werden, daß er aus Eiweiß besteht. Manche Farbstoffe färben unter bestimmten Umständen Eiweißkristalle gegenüber anderen aus Eiweiß bestehenden Gebilden relativ leicht, so daß man sie im Protoplasten leicht sichtbar machen kann.

Im allgemeinen können die Färbungsmethoden nur zur Hervorhebung und Sichtbarmachung von Bestandteilen der Zelle dienen, welche im ungefärbten Zustande nicht oder undeutlich hervortreten. Zur Charakterisierung chemischer Stoffe lassen sie sich nur selten verwenden. Ich verweise auf meine Auseinandersetzungen im Kapitel über „Die Allinante und die „Chondriosomen“ der Pflanzen“. Eine kritische Untersuchung des chemischen Verhaltens der wichtigsten Farbstoffe zu den verschiedenen rein dargestellten Eiweißkörpern fehlt. Über die chemisch-physikalischen Vorgänge, welche den Färbungen der morphologischen Bestandteile der Zelle zugrunde liegen, ist viel geschrieben worden. Eine Zusammenstellung der wichtigsten Literatur findet man bei Zacharias (1910, S. 157).

Zimmermann hat einige Säurefuchsin-Färbungen für die Hervorhebung der Eiweißkristalle angewandt, welche zuerst mitgeteilt sein mögen.

Färbung SfZ.

Säurefuchsinfärbung nach Zimmermann (siehe Zimmermann 1896, S. 45).

Die Färbung gelang am besten mit Material, welches mit konzentrierter alkoholischer Sublimatlösung fixiert war. Das bis 24 Stunden fixierte Material wird mit durch Jod dunkelbraun gefärbtem Alkohol ausgewaschen. Das von Sublimat befreite Material wird 24 Stunden in eine 0,2-proz. wässerige Lösung von Säurefuchsin eingelegt, dann schnell im fließenden Wasser so lange gewachsen, bis beim Kern Kerngerüst und Nukleolen, die den Farbstoff schneller abgeben als Eiweißeinschlüsse, genügend entfärbt sind, die Eiweißeinschlüsse scharf hervortreten.

Färbung HSfZ. Hämatoxylin-Säurefuchsin-Färbung nach Zimmermann.

Zimmermann (1893, S. 119) sagt darüber: „Ich habe die Färbung neuerdings stets in der Weise ausgeführt, daß ich die (mit Sublimatlösung) fixierten Objekte nach dem Auswaschen in toto in eine mehr oder weniger stark verdünnte Delafield-sche Hämatoxylinlösung brachte und in dieser mehrere Stunden bis Tage beließ. Meist empfiehlt es sich, die Färbung dann zu unterbrechen, wenn nur die Schnittflächen der betreffenden Objekte intensiv gefärbt sind, man hat dann nur in der

Nähe dieser auch intensive Membranfärbung, weiter nach innen zu aber reine Kernfärbungen. — Nach der Färbung in Hämatoxylin werden dann die Objekte kurze Zeit in Wasser ausgewaschen und dann in der bekannten Weise in Paraffin übertragen und darauf Mikrotomschnitte von denselben angefertigt. Diese werden in der gewöhnlichen Weise mit Säurefuchsin nachgefärbt. Man kann auf diese Weise Präparate erhalten, in denen innerhalb derselben Kerne der Nukleolus und das Kerngerüst blauviolett, die Krystalloide aber schön rot gefärbt sind. Die Hämatoxylinfärbung wird nämlich bei dem Verweilen in Säurefuchsin sowie auch bei dem nachherigen Auswaschen nur ganz allmählich geschwächt, und es ist namentlich bei vorausgegangener intensiver Hämatoxylinfärbung meist nicht schwierig, eine geeignete Zeitdauer für die Färbung mit Säurefuchsin und das nachherige Auswaschen in fließendem Wasser zu finden."

Färbung SfZK. Säurefuchsin-Kaliumbichromat-Färbung nach Zimmermann. (Siehe Zimmermann 1893, S. 145.)

Man fixiert mit konzentrierter alkoholischer Sublimatlösung, wäscht mit Jodalkohol aus und färbt die Schnitte mit einer Lösung von 20 g Säurefuchsin in 100 ccm Anilinwasser, die man 2 bis 5 Minuten, unter gelindem Erwärmen, auf die Schnitte einwirken läßt. Die Schnitte werden dann in einer auf 50 bis 60° erwärmten Mischung von 2 Volumen gesättigter wässeriger Lösung von Kaliumbichromat und 98 Volumen Wasser differenziert, dann mit Wasser abgewaschen und in Kanadabalsam eingelegt. Zimmermann verwandte diese Methode zur Färbung der Eiweißkristalle in Chromatophoren.

Färbung P. Ponceau 6 R-Färbung.

Die mit Flemmings Lösung, Sublimatlösung oder nur mit Alkohol fixierten und mit Wasser oder Alkohol gewaschenen Objekte werden 3 bis 12 Stunden in eine Lösung von 1 g Ponceau 6 R der Farbwerke von Meister, Lucius & Brüning in Höchst a. M. in 100 ccm Wasser, welcher 20 Tropfen reiner Essigsäure zugesetzt sind, ausgefärbt, dann mit absolutem Alkohol abgespült und durch Xylol in Kanadabalsam gebracht.

Färbung Sg. Säuregrünfärbung. Statt Ponceau wird Säuregrün von Grübler & Co., Leipzig, angewandt. Sonst verfährt man wie bei Färbung P.

Als Beispiel für das mikrochemische Verhalten eines Eiweißkristalles des Protoplasten teile ich dasjenige der Eiweißkristalle mittelst Äther isolierter Aleuronkörner von Bertholletia excelsa mit.

Absoluter Alkohol. Löst nicht.

2proz. Kalilauge. Löst.

Koagulation. Die aus den Aleuronkörnern durch 12stündiges Behandeln mit Pepsin isolierten Kristalle lösen sich sofort, lösen sich aber nicht nach dem Kochen in Wasser.

Xanthoproteinreaktion. Gelbfärbung mit 16proz. Salpetersäure tritt langsam ein.

Millons Reaktion. Intensive Färbung.

Aldehydreaktion. Gelingt nicht.

Jodjodkalium. Färbt braun.

Pikrinsäure. Färbt gelb.

Verdünnte Salzsäure. 0,5proz. Salszäure löst in 12 Stunden nicht.

Konzentrierte Säuren. 50proz. Schwefelsäure löst sofort. 25proz. Salzsäure löst sofort. 33proz. Salpetersäure verquillt die Kristalle. 16proz. Salpetersäure verändert die Kristalle wenig.

Pepsin. 0,3 g Aleuronkörner wurden in einem spitzen Zentrifugenglas mit 6 ccm Pepsin übergossen und bei 40° stehen gelassen. Nach 48 Stunden waren noch viele besonders schöne Kristalle ungelöst. Nach 70 Stunden waren wenige und meist stark angefressene Kristalle vorhanden. Nach 90 Stunden waren alle Kristalle gelöst.

Trypsin, ohne Sodazusatz. 0,2 g Aleuronkörner im Zentrifugenglase mit 0,5proz. Salzsäure zur Entfernung der Globoide gewaschen, abgeschleudert, mit Wasser gewaschen, dann mit 6 ccm sodafreier Trypsinlösung übergossen und bei 40° gehalten. Nach 14 Stunden fand ich noch sehr viele isolierte Kristalle. Die Kristalle waren zum Teil angefressen. Der Angriff erfolgte am auffälligsten von Rissen der Kristalle aus. Nach 40 Stunden fand ich alle Kristalle gelöst.

Koagulierte Kristalle lösen sich auch in Trypsin.
Ponceau R—. Färbt intensiv.
10proz. Sodalösung. Löste die mit Pepsin isolierten Kristalle nicht, unter Deckglas.

Als weitere Charaktere der Kristalle gebe ich die Resultate der Versuche von Kritzler (1900, S. 35 und 57) wieder.

Kritzler verwandte die mit Äther entfetteten Schnitte direkt zur Reaktion unter dem Deckglas und brachte die verdünnten Lösungen der Reagentien direkt seitlich hinzu. Bei Anwendung konzentrierter Lösungen legte er die entfetteten Schnitte direkt in das Reagens unter das Deckglas. Zu gleicher Zeit brachte er auch Schnitte in Glasstöpselgläschen mit den als Reagens verwandten Lösungen, ließ sie bis 48 Stunden darin und untersuchte sie in bestimmten Zwischenräumen mikroskopisch.

Wasser: Löst nicht.
1proz. Kochsalzlösung: Nach 24 Stunden Lösungserscheinungen.
5proz. Kochsalzlösung: Nach 24 Stunden meist gelöst.
10proz. Kochsalzlösung: Löst sofort.
Konzentrierte Kochsalzlösung: Löst leicht.
Konzentrierte, mit Essigsäure angesäuerte Kochsalzlösung: Löst nach 24 Stunden noch nicht.
10proz. Magnesiumsulfatlösung: Löst sofort.
Gesättigte Magnesiumsulfatlösung: Löst langsam, innerhalb 24 Stunden.
20proz. Ammoniumsulfatlösung: Löst sofort.
Gesättigte Ammoniumsulfatlösung: Löst nicht.
5proz. Chlorammoniumlösung: Löst ziemlich schnell.
Gesättigte Chlorammoniumlösung: Löst sofort.
10proz. Monokaliumphosphatlösung: Löst nicht.
Gesättigte Monokaliumphosphatlösung: Löst nicht.
Konzentrierte Dinatriumphosphatlösung: Löst nicht.
2proz. Salzsäure löst sofort.

Einige Löslichkeitsreaktionen der Eiweißkristalle sind zur Charakterisierung der verschiedenen Eiweißkristalle des Protoplasten brauchbar. Sie folgen hier.

Reaktion KW. Löslichkeit in reinem kalten Wasser.
Reaktion NaCl. Löslichkeit in 10proz. Kochsalzlösung.
Reaktion Mg. Löslichkeit in gesättigter Magnesiumsulfatlösung.

Bezüglich der Löslichkeit der Kristalle im Wasser und neutralen Salzlösungen ist zu bemerken, daß manche im Wasser leicht lösliche Eiweißkristalle durch sehr verschiedene Einflüsse unlöslich werden können, denaturieren können. So wirkt unter Umständen schon langes Trockenliegen, Behandlung mit Alkohol oder mit Äther denaturierend. Man hat also bei Berichten über die Löslichkeit der Kristalle stets die Vorbehandlung der Kristalle mitzuteilen. Bei Reaktionen, die man mit Eiweißkristallen anstellt, welche in den Zellen liegen, ist zu beachten, daß die Zellsäfte Salze und Säuren enthalten, welche beim Absterben der Zelle zur Wirkung kommen können. Siehe hierzu Leitgeb (1888, S. 116), Pfeffer (1872, S. 454).

Unlöslich in reinem Wasser sind die aus Globulinen bestehenden Kristalle. Die Albumine sind im Wasser löslich (Cohnheim, 1911, S. 180).

10proz. Kochsalzlösung löst die Globuline, aber auch pflanzliche Albumine sind in diesem Reagens löslich, so Leukosin, Phaseolin, Rhizin. Gesättigte Magnesiumsulfatlösung löst die meisten Globuline nicht oder schwer. Das tierische Serumalbumin löst sich darin, aber die pflanzlichen Albumine (welche ich nannte) sind darin unlöslich.

Sehen wir von den Eiweißkristallen der Aleuronkörner, für welche der Beweis, daß sie aus Eiweißkörpern bestehen, sicher geführt ist, ab, so können wir sagen, daß für die allermeisten Kristalle, welche in der Literatur als Eiweißkristalle bezeichnet werden, der Beweis für die Richtigkeit dieser Angabe recht unzureichend geführt ist.

Trotzdem wird in den allermeisten Fällen das Behauptete richtig sein. Das gilt selbst für die Angaben von Zimmermann, der alle Kristalle, welche sich mit Säurefuchsin färbten, für Eiweißkristalle erklärt, wie das aus seiner Zusammenfassung über die von ihm aufgefundenen Kristalloide hervorgeht (1893, S. 121). Es ist dabei aber zu betonen, daß er an anderer Stelle sich gegen dieses Vorgehen verwahrt. Er sagt (1893, S. 114): „— werde ich, wie in meinen früheren Mitteilungen alle innerhalb des Kernes beobachteten Körper, die sich gegen Tinktionsmittel in der sogleich näher zu beschreibenden Weise verhalten, als Kristalloide bezeichnen,

ohne damit bestimmt behaupten zu wollen, daß sie alle eine kristallähnliche Struktur besitzen oder auch stofflich alle vollständig übereinstimmen".

Zimmermann meint auch, er könne durch eine seiner Färbungen die Eiweißkristalle von den Nukleolen unterscheiden, und da diese Unterscheidung unter Umständen nicht so einfach ist, teile ich hier die Angabe von Zimmermann (1893, S. 120) mit. Zimmermann hebt hervor, daß die Eiweißkristalle der Kerne bei seiner Hämatoxylin-Säurefuchsin-Färbung niemals blau oder violett tingiert werden; „sie sind zwar häufig auch bereits innerhalb der allein mit dem genannten Farbstoff gefärbten Kerne sichtbar, sind dann aber stets ganz farblos oder schwach gelblich gefärbt, während der Nukleolus stets am intensivsten von dem Hämatoxylin tingiert wird".

Sperlich (1906, S. 3) bestätigt diese Angabe; er sagt: „In derart behandelten Schnitten erscheinen, wie schon Zimmermann mitgeteilt hat, die Kristalloidmassen leuchtend rot, die Nukleolen purpurn oder violett, die übrigen Kernbestandteile blau."

Um ein Bild von den in der Literatur vorliegenden Angaben über die mikrochemischen Reaktionen der Eiweißkristalle des Protoplasten (mit Ausnahme der Eiweißkristalle der Aleuronkörner) zu geben, stelle ich zuletzt die wichtigsten dieser Angaben zusammen.

Mikrochemische Reaktionen der Zytoplasma-Eiweißkristalle der Angiospermen.

Wasser: löst nicht (Schimper 1881, Kartoffel), Amadei 1898, Spindeln von Opuntia).
Löst (Molisch 1885, Spindeln von Epiphyllum).
Absoluter Alkohol: löst nicht (Chemielewski 1887, Spindeln von Epiphyllum).
Löst einmal, das andere Mal nicht (Gickelhorn 1913, Spindeln von Opuntia, Mikosch 1890, Spindeln von Oncidium).
Löst (Molisch 1885, Spindeln von Epiphyllum).
Die Lösung wurde wohl durch den Zellsaft, vor der Alkoholwirkung hervorgerufen.
Mineralische Säuren: lösen (Schimper 1881, Wakker 1888, Mikosch 1890).
Essigsäure: löst (Cohn, Mikosch).
Verdünnte Kalilauge: löst (Schimper, Cohn, Molisch, Mikosch, Wakker, Amadei).
Gesättigte Kalilauge: löst nicht (Schimper, Cohn, Molisch).
Ammoniak: löst (Schimper, Cohn, Molisch).
Hitze-Koagulation: tritt ein (Schimper, Cohn).
Sublimat: fixiert (Wakker, Pothos).
Jodjodkalium: löst (Wakker 1892 — war wohl Zellsaftwirkung?).
Färbt (Amadei 1898, Chemielewski 1887).
Millons Reaktion: färbt (Cohn 1859, Kartoffel; Molisch 1885, Epiphyllum; Chemielewski 1887, Epiphyllum; Mikosch 1890, Oncidium; Amadei 1898, Impatiens-Spindeln.
Xanthoproteinreaktion: färbt (Cohn 1895, Molisch 1885, Chemielewski 1887, Wakker 1888, Mikosch 1890, Amadei 1898).
Aldehydreaktion: färbt (Mikosch 1890, Oncidiumspindeln).
Pepsin: löst (Stock 1893, Euphorbia).
Eosin: färbt (Wakker 1888, Pothos).

Mikrochemische Reaktionen der Kern-Eiweißkristalle der Angiospermen.

Wasser: löst nicht (Leitgeb 1888, Galtonia).
Löst (Radlkofer 1859, Lathraea; Klein 1882, S. 64, Pinguicula).
Absoluter Alkohol: löst nicht, denaturiert (Radlkofer).
Mineralsäuren: lösen (Radlkofer).
Lösen sich nicht, fließen zusammen (Klein 1882).
Essigsäure: löst (Radlkofer)
Verdünnte Kalilauge: löst (Raumkjär 1882, Pirola; Radlkofer 1859, Lathraea)
Gesättigte Kalilauge: löst nicht (Raumkjär)
Ammoniak: löst (Radlkofer)
Hitzekoagulation: tritt ein (Radlkofer)
Sublimat: macht unlöslich (Radlkofer)
Jodjodkalium: färbt (Leitgeb, Raumkjär, Radlkofer)
Millons Reagens: färbt (Leitgeb, Raumkjär, Radlkofer)
Xanthoproteinreaktion: färbt (Radlkofer)
Pepsin: löst (Stock 1893, Lophospermum)
Pankreatin: löst (Stock)
Farbstoffe (Boraxkarmin, Methylgrün, Hämatoxylin): färben (Leitgeb, Raumkjär).

Mikrochemische Reaktion der Trophoplasten-Eiweißkristalle der Angiospermen.

Wasser: löst (Meyer 1883, S. 39, Phajus).
Alkohol: denaturiert, löst nicht (Meyer, Phajus).
Verdünnte Kalilauge: löst (Meyer, Phajus).
Quecksilberchlorid: fixiert (Meyer, Phajus).
Pepsin: löst (Stock 1893, Hedera).
Pankreatin: löst (Stock, Hedera).

Mikrochemische Reaktionen der Trophoplasten-Eiweißkristalle der Algen;

Wasser: löst nicht (Wakker 1888, Derbesia und Codium);
löst (Schmitz 1882, S. 51, Nemalion Bangia; Hieronymus 1892).
Absoluter Alkohol: fixiert (Heinzerling 1908, S. 23, Diatomeen; Hieronymus 1892, S. 361).
Mineralsäuren: lösen (Wakker Derbesia; Hieronymus).
Verdünnte Kalilauge: löst (Hieronymus);
verquillt, stärkere löst (Wakker, Derbesia).
Konzentrierte Kalilauge: löst (Hieronymus).
Sublimat: fixiert (Heinzerling, Diatomeen; Hieronymus).
Jodkalium: färbt (Wakker, Derbesia).
Pikrinsäure: fixiert (Schmitz 1884, S. 134, Diatomeen; Heinzerling, Diatomeen).
Farbstoffe: färben.
Eosin (Wakker), Methylgrün (Wakker, Heinzerling, Hieronymus), Gentianaviolett (Schimper 1885, S. 82), Safranin (Heinzerling), Eosin (Heinzerling), Orange (Heinzerling), Hämatoxylin (Heinzerling, Schmitz 1882, Schimper 1882, S. 82). Hämatoxylin färbt nicht nach Lauterborn 1896, S. 29, Diatomeen. Fuchsin färbt (Hieronymus 1892, S. 361, Dicranochaete).

Kristallographisches über die Eiweißkristalle des Protoplasten.

Soweit Schlüsse aus der Zusammenfassung anscheinend aufeinanderfolgender verschieden entwickelter Kristallindividuen zu ziehen sind, können wir sagen, daß die Eiweißkristalle in der Pflanzenzelle genau so wachsen wie außerhalb derselben. Pfeffer (1872), der die Kristalle der Eiweißvakuolen der Samen von Rhizinus in ihren jüngsten Entwicklungsstadien gesehen hat, gibt an, daß sie vom Anfang an Kristallform besitzen. Wakker (1888, S. 454) erkennt in den kugeligen Vakuolen des Zytoplasmas derselben Objekte die ersten Entwicklungsstadien der Eiweißkristalle als „kleine Körper, welche immer genau die Mitte einnehmen und öfter in Molekularbewegung begriffen sind". Die jetzt noch rundlich erscheinenden Körnchen zeigen in älteren Zellen mehr und mehr „scharfe Kanten und Ecken", in noch älteren Zellen liegen sie als wohl ausgebildete Kristalle in den Vakuolen (Taf. 37, Fig. 8, 9, 10, 11 und 12). Stock (1893) sieht die Kristalle der Trophoplasten von Achyranthes zuerst als „ganz zarte feine Stäbchen" auftreten, welche ganz allmählich stärker werden, „um endlich durch Wochen hindurch in einer scharf ausgeprägten Keilform von gleicher Stärke und Größe zu bleiben". Bei Veronica Chamaedrys „treten die Proteinkristalle in den jugendlichen Stadien der Blätter, in denen sie überhaupt beobachtet werden konnten, als kleine kugelige Körper auf, die nach und nach größer werden, um endlich in fast jedem Zellkern des ausgewachsenen Blattes eine relativ große Kugel zu bilden, und nun durch Wochen hindurch von gleicher Größe zu bleiben". Von Rivinia humilis sagt er (S. 220): „Aber auch hier konnte ich mit Sicherheit feststellen, daß anfangs nur zarte langgestreckte Proteinkristalle vorhanden waren, während sich in völlig ausgewachsenen Blättern ausschließlich größere kräftige

Proteinkristalle vorfanden.“ Ähnlich sieht Sperlich (1906) die Sache. Schmitz (1882, S. 61) sagt von den Pyrenoiden: „Das einzelne Pyrenoid nimmt vielmehr an Größe allmählich zu, bis es die typische Größe der betreffenden Algenspezies erreicht hat.“ Schimper (1885, S. 78) hat für Bryopsis gezeigt, daß die kleinsten dann heranwachsenden Pyrenoiden schon Kristallform haben.

Molisch sagt über die Entstehung der im Zytoplasma liegenden Spindeln (und Ringe) von Epiphyllum (1885, S. 198) folgendes:

„Untersucht man junge, eben austreibende Sprosse, so findet man von den Proteinkörpern noch nichts. Erst in etwas älteren, schon ziemlich herangewachsenen Sproßgliedern ist das erste Auftreten der Proteinkörper wahrzunehmen. — Bei einer Gartenhybride, von der mir ziemlich reichliches Material zur Verfügung stand, und deren fertige Proteinkörper der Mehrzahl nach die Gestalt abgestutzter Spindeln hatten, traten dieselben zuerst in Form von gewöhnlichen langgestreckten, parallel zur Längsachse deutlich gestreiften Blättchen auf. Bei Anwendung stärkerer Vergrößerungen läßt sich leicht konstatieren, daß diese Gebilde aus raphidenähnlichen Fäden, welche offenbar zuerst aus dem Plasma abgeschieden werden, bestehen und daß die Streifung durch die Nebeneinanderlagerung der Fäden zustande kommt. Mitunter lassen schon schwache Vergrößerungen (300) dieses Verhältnis erkennen, da die Fäden manchmal ganz lose oder ziemlich entfernt voneinander in der Zelle herumliegen. Sind die Fibrillen gleich lang, dann hat das Blättchen eine ziemlich regelmäßige, fast kristallähnliche Form, sind sie dagegen verschieden lang, dann erscheint das Blättchen an seinen Enden ausgezackt. Diese Gebilde nehmen später, ihr Volumen mehr und mehr vergrößernd, schließlich Spindelform an, wobei sie oft ihre fibrilläre Struktur vollständig verlieren und homogen werden.

Ganz ähnliche Resultate ergaben Untersuchungen, welche an Epiphyllum truncatum Pfr. und solchen Arten vorgenommen wurden, deren Proteinkörper zumeist als zugespitzte Spindeln auftraten, nur sah ich daselbst die Spindeln schon bei ihrem ersten Auftauchen in ihrer späteren Form erscheinen und zwar gewöhnlich mit deutlich fibrillärem Bau.

Auch die Ringe, desgleichen die oben beschriebenen Fäden treten, soweit ich an meinem Material konstatieren konnte, schon anfänglich als solche auf. Die Ringe besitzen bei ihrem ersten Erscheinen verschiedene Dicke und wechselnden Durchmesser und dies ist unter anderem der Grund, warum ich nicht mit Sicherheit feststellen konnte, ob der Ring später seinen Durchmesser vergrößerte oder nicht. — Ich sagte vorhin, daß die Ringe schon als solche aus dem Protoplasma hervorgehen. Vielleicht ist dieser Satz in einer gewissen Einschränkung zu nehmen, denn es wäre ja nicht unmöglich, daß einzelne derselben aus halbmondförmigen Spindeln und zwar durch entsprechende Krümmung und nachherige Verschmelzung der sich endlich berührenden Spindelenden entstehen. Die eben ausgesprochene Vermutung ist schon deshalb gestattet, weil man sichelförmig gebogene Spindeln findet, deren Enden sich bereits berühren und ferner, weil sich zuweilen Ringe vorfinden, welche nicht gleichmäßig dick sind, sondern einer kreisförmig gekrümmten Spindel entsprechend, eine sich verschmälernde Zone aufweisen.“

Diese Beschreibung der Entwicklung der Spindeln und Ringe, welche nach Eiweißkristallen gebildet wurde, die in verschiedenen, wohl annähernd gleichaltrigen Zellen auftraten, also eine durchaus willkürliche Zusammenstellung ist, läßt doch erkennen, daß die aus Trichiten zusammengesetzten Gebilde genau so gewachsen sein können wie andere Trichitenbündel, und daß die Ringe sehr wohl durch langsame Krümmung der Trichiten der Bündel geformt sein können. Ich habe ja gezeigt (S. 43, Kap. VI), daß dünne Kriställchen des Eiweißes in der Zelle sich sehr leicht krümmen können.

Der Bemerkung von Molisch und der von Chemielewsky (1887, S. 118), daß sich die Kristalle aus Protoplasma bilden, ist keine Bedeutung beizulegen, da Beobachtungen zur Stütze dieser Aussage nicht vorliegen.

Darstellungen, welche das Wachstum der Eiweißkristalle des Protoplasten so schildern, als wüchsen sie anders als andere Kristalle, beruhen sicher auf falscher Deutung der Tatsachen. So ist die Angabe von Mikosch (1890, S. 35), daß die Fäden der Spindeln und Ringe aus in Längsreihen gruppierten Körnchen entständen, unrichtig. Sie stützt sich auf eine willkürliche Aneinanderreihung von Bildern, bei welcher wahrscheinlich Lösungszustände als Anfangszustände der Entwicklung gedeutet wurden.

Nägeli vermutet, daß die Eiweißkristalle der Zelle sich aus Kugeln durch Intussuszeption langsam zur Kristallform umbilden (Sitzb. d. Münchener Akademie, 1862, S. 140). Pfeffer (1872, S. 458) weist diese Vermutung noch nicht entschieden zurück.

Zimmermann (1893, S. 66—68) sagt über die Zellkristalle von Polypodium ireoides, indem er sich auf Untersuchung fixierten und gefärbten Materials stützt:

„Die Entwicklungsgeschichte der Zellkernkristalloide spielt sich, wie bereits oben erwähnt wurde, höchstwahrscheinlich in der Weise ab, daß im Zellkern zunächst kleine Körnchen oder eiweißerfüllte Vakuolen auftreten, die in ihrer stofflichen Zusammensetzung mit den Kristalloiden übereinstimmen oder ihnen wenigstens sehr nahe stehen, daß diese Körper dann zu größeren Kugeln zusammenfließen, aus denen durch eine Art Kristallisationsprozeß die von mehr oder weniger ebenen Flächen begrenzten Kristalloide hervorgehen, die sich aber später natürlich noch durch Apposition oder Intussuszeption vergrößern können.“ Zimmermann sieht dabei (S. 67) nichts weiter, als daß „in unmittelbar benachbarten Kernen entweder zahlreiche kleine Kugeln, die oft gruppenweise zusammenlagen oder weniger zahlreiche größere Kugeln, oder endlich Körper, die durch ihre gradlinigen Umrisse bereits deutlich als Kristalloide charakterisiert waren.“ Diese Beobachtungen zwingen nicht zu der Deutung, die ihnen Zimmermann gibt.

Fig. 21. Autoplasten mit einem oder mit zwei nackten Eiweißkristallen von Achanthes longipes. Nach Fig. 9 von Schmitz (1882).

Von den Eiweißkristallen der Trophoplasten der Algen ist behauptet worden, daß sie sich durch Teilung vermehren können. Das würde eine Eigenschaft der Eiweißkristalle der Zelle sein, die anderen Eiweißkristallen nicht zukäme. Angaben darüber sind von Schmitz (1882, S. 90), Klebhahn (1891) und Scherrer (1914) gemacht worden. Alle Autoren haben anscheinend die Teilung eines Eiweißkristalls nicht kontinuierlich unter dem Mikroskope verfolgt, sie stellten nur verschiedene nebeneinander gefundene Fälle zu einer Entwicklungsreihe zusammen.

Schmitz beschreibt die Teilung der Eiweißkristalle von Bangia fusco-purpurea und gibt an, daß die in Fig. 21 abgebildeten Pyrenoide von Achanthes longipes sich bei der Teilung wie die von Bangia verhalten.

Schmitz sagt (1882, S. 61):

„Sehr deutlich und klar zeigen den Vorgang der Zweiteilung der Pyrenoide die sternförmigen Chromatophoren der Bangiazeen, z. B. Bangia fusco-purpurea aus der Nordsee. Das einzelne sternförmige Chromatophor der Bangiazeen enthält ein einzelnes, mittleres, ziemlich großes Pyrenoid von ungefähr kugeliger Gestalt. Während nun die einfach zylindrische Zelle junger Fäden heranwächst, das ganze Chromatophor sich ausdehnt, streckt sich auch der kugelige Körper des Pyrenoids allmählich, der Längsachse der ganzen Zelle entsprechend, ein wenig in die Länge. Dann schnürt sich derselbe, während die Zelle selbst durch eine ringförmige Einschnürung vom Rande her sich zu teilen beginnt, in der Mitte ein, diese Einschnürung

nimmt rasch zu und führt schließlich zur vollständigen Trennung in zwei selbständige Pyrenoide, die sich beide zu kugeliger Gestalt abrunden. Während dieser Einschnürung drängt die umgebende Grundmasse des Chromatophors in die entstehende Lücke ein und trennt schließlich auch die beiden neugebildeten Pyrenoide, die von nun an allmählich zur ursprünglichen Größe des alten Pyrenoids heranwachsen, immer weiter auseinander. Der vollendeten Teilung des Pyrenoids aber folgt dann sehr rasch die Zweiteilung des Chromatophors der ganzen Zelle selbst nach. Während dieser Teilung des Pyrenoids habe ich am lebenden Material von besonderen Gestaltungsvorgängen im Innern des Pyrenoids gar nichts wahrzunehmen vermocht, vielmehr erschien mir die innere Masse während der Teilung stets ganz ebenso homogen und strukturlos als zuvor."

Scherrer (1914, S. 211) sagt:

„Meine Untersuchungen, die sich auf Vertreter dreier Algengattungen erstrecken (Zygnema, Spirogyra und Oedogonium), haben ergeben, daß die Pyrenoide keine Kristalle sein können, da sie sich zu teilen vermögen, in gleicher Weise wie die Chromatophoren. Der Teilungsvorgang sei für Zygnema kurz beschrieben, wobei wir das Verhalten der Stärkehülle außer acht lassen können. Die Teilung wird eingeleitet durch eine Streckung des kugeligen oder eckigen (Fig. 50) Pyrenoids. Dann beginnt sich das Pyrenoid gewöhnlich ziemlich in der Mitte einzuschnüren (Fig. 51). Die Einschnürung wird enger (Fig. 52) und führt schließlich zu einer vollständigen Trennung in zwei Pyrenoide, die anfänglich in ihrer Form deutlich die Entstehung verraten (Fig. 53) und sich erst beim Auseinanderrücken abrunden. Die Teilung liefert meist zwei Amylumherde von ungefähr gleicher Größe. Nun beobachtet man in den Chromatophoren von Zygnema oft außerordentlich kleine Pyrenoide, für welche Schmitz (1882, S. 74) eine Neubildung annahm, da es ihm nie möglich war, eine Ungleichheit der größeren Amylumherde aufzufinden. Ich hatte nun das Glück, in meinen Präparaten Stadien anzutreffen, die klar beweisen, daß auch diese kleinsten Pyrenoide nicht durch Neubildung, sondern durch extrem inäquale Zweiteilung entstehen (Fig. 54 und 55)".

Nehme ich an, daß die Beschreibung des Teilungsvorganges, soweit sie die Form und die Formänderung des „Pyrenoids" betrifft, richtig sei, so könnte der Vorgang der Teilung meines Erachtens so zu verstehen sein, daß der Eiweißkristall bei der Teilung des Chromatophors sich nicht aktiv teilt, sondern durch Enzyme in der Brücke des sich teilenden Chromatophors besonders stark angegriffen wird, so daß er in zwei Stücke zerfällt, welche dann wieder gesondert heranwachsen. Schmitz selbst sagt auf S. 65:

„Ebensowenig aber ermöglichen die zuvor beschriebenen Tatsachen der Zweiteilung der Pyrenoide ein bestimmtes Urteil über diese letztere Frage. Diese Tatsachen lassen sich ebensowohl mit der Annahme vereinigen, daß die Substanz der Pyrenoide eine leblose Reservesubstanz darstelle, welche durch die Tätigkeit der umgebenden Substanz des Chromatophors in zwei Stücke zerlegt wird, als auch mit der anderen Annahme, daß diese Pyrenoide aus lebendiger Substanz bestehen, welche selbsttätig bei ihrer eigenen Zerteilung mitwirkt, mag nun der erste Anstoß zu dieser Teilung von ihr selbst ausgehen oder von der umgebenden Substanz des Chromatophors."

Es wäre auch möglich, daß die scheinbar gestreckten Pyrenoide in manchen Fällen aus zwei Eiweißkristallen beständen, die nur dicht beieinanderliegen, wie es Schimper für Bryopsis plumosa schildert. Zuletzt könnte in manchen Fällen bei den Algen die Sache auch so liegen, daß nicht ein einziger Eiweißkristall im Pyrenoid vorläge, sondern daß viele sehr kleine, der Beobachtung entgangene Kriställchen zusammenlägen und in ihrer Gesamtheit das „Pyrenoid" vorstellen.

Ein derartiges „Pyrenoid", bei dem aber noch zahlreiche relativ große Kriställchen vorhanden sind, finden wir bei Anthoceros, einem Moose. Scherrer (1914, S. 210) sagt über dieses „Pyrenoid":

„Die ruhenden Pyrenoide von Anthoceros Husnoti und punctatus, die sich nur durch ihre Größe unterscheiden (vgl. Fig. 44 und 47 — unsere Fig. 22, 47), zeigen, je nach der Dicke des Chromatophors, eine kugelige, sphäroidisch mehr oder weniger abgeplattete oder scheibenförmige Gestalt. Das Pyrenoid besteht — im Gegensatz zu allen bis jetzt beschriebenen Pyrenoiden — nicht aus einer einheitlichen homogenen Masse, sondern aus einer großen Zahl dicht zusammenschließender Körner (Fig. 44 und 47). Diese repräsentieren nicht etwa jedes für sich, wohl aber in ihrer Gesamtheit ein Pyrenoid und seien deshalb mit dem Ausdruck Pyrenoidkörner belegt. Eine Neubildung der Pyrenoide habe ich nie feststellen können. Die Vermehrung vollzieht sich ausschließlich durch Teilung und steht in engster Beziehung zu der Vergrößerung und Vermehrung der Chromatophoren. Die Teilung von Chromatophoren und Pyrenoid kann gleichzeitig (Fig. 45 und 46) geschehen oder die letztere geht der ersteren voraus (Fig. 48 und 49 — unsere Fig. 22, 48 u. 49). Der Teilungsvorgang für das Pyrenoid von Anthoceros Husnoti verläuft wie folgt: Mit der Streckung des Chromatophors erfährt das ruhende Pyrenoid eine Veränderung im gleichen Sinne, erscheint dabei aber noch als kompaktes Gebilde. Bei beginnender Einschnürung des Chromatophors werden die Pyrenoidkörner aus dem Verbande gelöst. Sie weichen senkrecht zur Richtung der Teilungsebene auseinander, bald kleinere oder größere Abstände zwischen sich lassend, immer aber so, daß sie in ungefähr gleicher Zahl den Tochterchromatophoren zukommen (Fig. 45). Nach vollendeter Durchschnürung des Chromatophors sind die Pyrenoidkörner der Teilungszone genähert, exzentrisch gelagert, etwas zusammengedrängt (Fig. 46). Dann wandern die Chromatophoren auseinander; die Pyrenoidkörner nehmen zentrale Lage ein und schließen, wie es für das Ruhestadium charakteristisch ist, wieder eng zusammen (Fig. 43 unten).“

Fig. 22. Das Chromatophor von Anthoceros punctatus mit dem in Teilung begriffenen „Pyrenoid“. Fixierung absoluter Alkohol; Färbung Ehrlich-Biondi.
47 ruhendes „Pyrenoid“ im Chromatophor.
48 Teilung eines „Pyrenoids“. Die Eiweißkriställchen bleiben im Verbande.
49 Vollendete „Pyrenoidteilung“.

Meiner Meinung nach sind also die Pyrenoidkörner Scherrers Einzelkriställchen von Eiweiß.

Es würde nun noch die Frage aufzuwerfen sein, ob die zahlreichen Eiweißkriställchen des „Pyrenoides“ in einem von mir Pyrenoplast genannten Gebilde (siehe Heinzerling 1908, S. 25), welches ein alloplasmatisch differenziertes Stück der Chromatophorengrundsubstanz sein könnte, liegen. Schon Hieronymus (1892, S. 359—364) hat ja eine Hülle für den Eiweißkristall von Dicranochaete gesehen und als Organ der Reservestoffbildung gedeutet. Wäre ein solcher Pyrenoplast in allen Fällen vorhanden, der die Eiweißkristalle in den Chromatophoren der Algen bildete, so würden die Teilungsvorgänge der „Pyrenoiden“ in allen Fällen leichter verständlich werden.

Die Untersuchungen über das Wachstum der Eiweißkristalle in der Zelle kranken natürlich alle an dem Fehler, daß bei ihnen niemals das Wachstum eines Kristalls direkt beobachtet wurde. Die Schnelligkeit des Wachstums hängt sicher von der Schnelligkeit der Zufuhr von kristallisierendem Eiweiß ab, und in manchen Fällen mag ein Eiweißkriställchen in der Zelle innerhalb weniger Minuten entstehen können. Häufig wird das Wachstum nicht gleichmäßig fortschreiten infolge ungleichmäßiger Zufuhr von Kristallisationsmaterial, und es ist zu erwarten, daß das Wachstum der Eiweißkristalle in der Zelle vielfach auch durch Lösungsperioden unterbrochen wird.

Die in dem Protoplasten vorkommenden Eiweißkristalle sind naturgemäß relativ klein. Die Kristalle der Aleuronkörner sind 1—40 μ lang. Für die Eiweißkristalle von Pothos gibt Wakker 24 μ an. Die Eiweißkristalle des Zytoplasmas der Kartoffel besitzen einen Durchmesser von 7—13 μ. (Cohn, 1859). Nur da, wo sich Trichite in einer Zelle mehrmals krümmen, wie bei Epiphyllum, können diese Eiweißkristalle bis 2400 μ lang werden.

Die Eiweißkristalle der Zelle sind mannigfaltig gestaltet. Nadelförmige Kristalle von oft sehr geringer Dicke finden sich z. B. bei Campanula trachelium im Kern (Fig. 27 *d*); ähnlich gestaltete Zytoplasmakristalle besitzen Gratiola officinalis und Trichophilia tortilis (Zimmermann 1893, S. 157); trichitische Trophoplasten-Eiweißkristalle kommen bei Neottia (Fig. 30) vor. Stabförmige Kristalle liegen im Zytoplasma von Campanula (Fig. 27 *d*), im Zytoplasma von Phyllo-

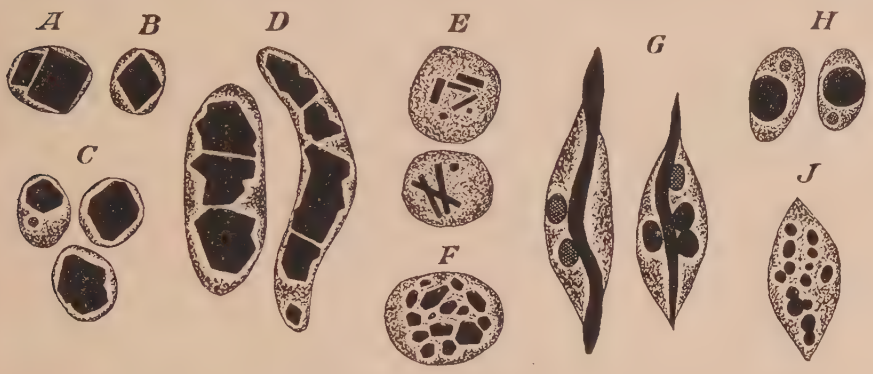


Fig. 23. Mit Sublimatalkohol fixierte, durch Säurefuchsin gefärbte, in Zellkernen liegende Kristalle (die schwarzen Gebilde) und wohl einige Nukleolen (die grau schraffierten Gebilde). *A* Melampyrum arvense; *B* Russelia juncea, *C* Candollea adnata, *D* Alectorolophus major, *E* Polypodium caespidosum, *F* Melampyrum pratense, *G* Campanula trachelium, *H* Lophospermum scandens, *J* Adiantum macrophyllum. In der Fig. *D* sind bei der Reproduktion die querliegenden Grenzlinien der Einzelkristalle weggefallen.

Abbildung nach Zimmermann (1896, S. 44, Fig. 17).

cactus (Fig. 25), im Zellkern von Polypodium caespidosum (Fig. 23 *E*), manchmal in den Trophoplasten von Phajus (Fig. 29, *1* und *2*). Tafelförmige Kristalle beschreibt Wakker (1888) für das Zytoplasma von Pothos. Von oben gesehen 6—8eckige Kristalle sah Zimmermann bei Candolles adnata in den Kernen (Fig. 23 *C*), von oben gesehen „viereckige“ Kristalle sah er (1893) in den Kernen von Russelia (S. 134) und Melampyrum (S. 133) und Stock in den Kernen von Syringa (1892, S. 22). Würfelförmige Kristalle kennen wir aus dem Zytoplasma der Kartoffel und dem Zellkern vieler Polypodiazeen (Toirault, 1893).

Alle genannten Kristalle zeigen, wie viele andere Eiweißkristalle der Zellen, das Kristallgepräge deutlich. Mikrochemisch als aus Eiweiß bestehend erkannte Gebilde mit scharfen Kanten und Ecken darf man, vorzüglich wenn sie doppelbrechend sind, immer als Eiweißkristalle ansprechen. Anders liegt die Sache bei

einer Reihe von rundlichen Gebilden, welche in der Literatur als Eiweißkristalle bezeichnet werden. Wenn sie nicht doppelbrechend sind, so ist nicht mit Sicherheit zu sagen, daß sie Eiweißkristalle sind, auch dann nicht, wenn sie nach ihren mikrochemischen Reaktionen aus Eiweiß bestehen. Wenn sie doppelbrechend sind, so darf man sie zu den Eiweißkristallen stellen, denn ihre runde Gestalt ist mit der Kristallnatur völlig vereinbar. Sehen wir von den Sphäriten ab, die kugelige Kristallaggregate sind, so ist zu beachten, daß gekrümmte Flächen an kleinen Kristallen sehr häufig beobachtet werden (siehe S. 43). Maschke (1859, S. 443) beobachtete auch an künstlichen Eiweißkristallen gekrümmte Flächen sehr häufig, und Schimper fand die Eiweißkristalle der Aleuronkörner von Musa ensete stets krummflächig. Vermutlich spielt auch die Beeinflussung der Gestalt der langsam wachsenden Eiweißkristalle der Zelle durch in den Organen des Protoplasten enthaltene Lösungsmittel des Eiweißes und die Oberflächenspannung der an die Kristalle grenzenden lebenden Substanz manchmal eine Rolle bei der Abrundung dieser Gebilde.

Fig. 24. Sproßepidermis von Epiphyllum truncatum mit der Hälfte einer gestreiften Spindel (*c*), gestreiften Ringen (*a*, *b*) und ringförmig gewundenen, fast einzeln liegenden Trichiten. Figur nach Molisch (1885, S. 202, Taf. XIII).

Beobachtung von Übergängen zwischen Kristall- und Rundform chemisch gleichartiger ergastischer Gebilde, welche in einem Organ wachsen, wie sie z. B. von mir für Campanula trachelium nachgewiesen wurden, sprechen natürlich sehr für die Kristallnatur der runden Gebilde. Ich verweise auf meine Fig. 27. Sie zeigt uns in *d* einen nadelförmigen neben zwei rundlichen Kristallen, in *e* einen Übergang zwischen den nadelförmigen Kristallen in *d* und *b* und den kugelförmigen Kristallen.

Rundliche Eiweißkristalle sind recht häufig. Stock (1892) fand sie in den Kernen von Forsythia, von Fraxinus und Veronica chamaedrys, Zimmermann in Kernen von Lophospermum (unsere Fig. 23 *H*), im Zytoplasma von Aspidium falcatum (Zimmermann, 1893 a, S. 62), in den Trophoplasten von Mogiphanes, im Zytoplasma von Nuphar. Sehr häufig sind die Eiweißkristalle der Algentrophoplasten rundlich (z. B. Schmitz, 1882, S. 37 und 47). Die Eiweißkristalle der Diatomeentrophoplasten sind meist flach eiförmig oder von der Form einer plan- oder bikonvexen Linse (Heinzerling, 1908, S. 23).

In manchen Fällen finden sich in intakten, lebenden Zellen in den Trophoplasten nadelförmige oder nur schlanke Kristalle, welche einfach bogenförmig gekrümmt sind (unsere Fig. 30 der Trophoplasten von Neottia und unsere Fig. 27 *a* von Campanula). Die Krümmung und Windung von nadelförmigen Eiweißkristallen, welche Zimmermann (1893) mehrfach bei Zellkernkristalloiden (Taf. IV, Fig. 5 und 21) und Zytoplasmakristalloiden (Taf. IV, Fig. 35

und unsere Fig. 23*G*) beobachtete, sind wohl meist durch Quellungserscheinungen der Protoplasten vor völliger Fixierung entstanden.

Eigenartige Kristallgebilde liegen in den „Spindeln und Ringen“ vor, wie sie z. B. in Fig. 24 dargestellt sind. Sie sind sehr oft gefunden worden. Sie werden z. B. beschrieben für Epiphyllum (Molisch, 1885), Sisyringium (Dufur, 1886), Opuntia (Leitgeb, 1888, Gickelhorn, 1913), Tecophilaea (Wakker, 1892), Oncidium (Mikosch, 1890), wohl auch Passiflora und Vanda (Zimmermann, 1893, S. 156 und 157), Impatiens (Amadei, 1898), Nepenthes (Heinricher, 1906). Sie liegen stets im Zytoplasma; Molisch beschreibt sie für den Schleimsaft von Nerium (1901, S. 92).

Die Mikrochemie der Gebilde spricht für ihre Eiweißnatur. Manchmal wurde schwache Doppelbrechung an ihnen beobachtet (Molisch, 1885, Chemielewsky, 1887, Gickelhorn, 1913). Sie haben die Gestalt von Spindeln, Ringen, Schleifen, Zöpfen, Spiralen. Manchmal erscheinen die Gebilde ganz oder fast homogen, sehr oft erscheinen sie längsstreifig, selten sieht man deutlich, daß sie aus zarten Fädchen zusammengesetzt sind (Molisch, Amadei, Chemielewsky, Gickelhorn). Gickelhorn (1913) betont, daß die fädige Struktur leicht hervortrete, wenn man die Präparate drücke. Auch isolierte Fädchen fand Molisch (1885, S. 197). Er sagt: „Ein oder mehrere Fäden schrauben- oder spiralförmig aufgewickelt, erfüllen, schmalen Pilzhyphen gleich, die Zelle. Die einzelnen Fadenwindungen verlaufen entweder sämtlich frei oder bald stellenweise, bald ringsherum miteinander verbunden, so zwar, daß die Fäden gestreifte bandartige Gebilde darstellen (unsere Fig. 24, *a*, *b*). Ganz frei verlaufende Fäden erlangen mitunter eine ganz erstaunliche Länge.“ Es kann kein Zweifel darüber herrschen, daß die feinen Fädchen Eiweißtrichite sind und daß „Spindeln und Ringe“ aus feinen Eiweißtrichiten zusammengesetzt sind. Sehr interessant ist es, daß diese sehr langen Kristalle anscheinend durch einen Widerstand, der sich ihrem Geradeauswachsen in der Zelle entgegenstellt, gezwungen werden, sich ausgiebig zu krümmen.

Es ist fraglich, ob nicht ähnliche Eiweißtrichite beim Aufbau der tierischen Zwischensubstanzen eine Rolle spielen.

Die Kleinheit und Zartheit der Eiweißkristalle der Zellen, die Unbeständigkeit der Winkel der aus Eiweißkörpern bestehenden Kristalle, die schwache Doppelbrechung derselben und die sehr oft vorkommende Gleichgestaltigkeit der Eiweißkristalle verschiedener Systeme erschwert die kristallographische Bestimmung dieser ergastischen Gebilde so sehr, daß über sie nur wenige sichere kristallographische Angaben in der Literatur vorliegen. Die meisten Angaben sind auf so wenig Tatsachen gestützt, daß sie nur als Vermutungen bezeichnet werden können. Hierher gehören z. B. die folgenden Angaben. Cohn (1859): Zytoplasma-Eiweißkristalle der Kartoffel: Isometrisches System. Radlkofer (1859, S. 7): Zellkern-Kristalloide von Lathraea: Vielleicht rhombisch, dann rektanguläre Prismen mit nahezu gleichgroßen Seitenflächen; Eiweißkristalle der Aleuronkörner von Sparganium und Bertholletia: Hexagonales System (S. 58 und 64). Wakker (1888): Zytoplasma-Eiweißkristalle von Pothos: Hexagonales System.

Leitgeb (1888, S. 118): Zellkern-Eiweißkristalle von Galtonia: Tetragonale Prismen.

Manchmal wird es genügen, wenn man zur Bestimmung des Kristallsystems die Anweisung aus Fuchs-Braun, Anleitung zum Bestimmen der Mineralien, 1913, S. 71—72, benutzt.

„Zur Bestimmung des Kristallsystems der bei der mikrochemischen Analyse auftretenden Kristalle dient außer ihren Umrißformen das Verhalten im parallelen polarisierten Licht. Die bei einer Reaktion entstehenden Kristalle liegen meist auf verschiedenen Flächen, und indem man dies berücksichtigt, kann man ziemlich sicher die optisch verschiedenen Kristallklassen unterscheiden. Die Beobachtung wird bei gekreuzten Nikols vorgenommen. Von einem doppelbrechenden Kristall sagt man, er habe gerade Auslöschung, wenn eine Kante oder Diagonale in der Auslöschungslage des Kristalls (die durch Drehen des Präparats in seiner Ebene erreicht wird) den Schwingungsrichtungen der Nikols parallel geht, er habe schiefe Auslöschung, wenn in der Auslöschungslage die Kanten und Diagonalen schief zu den Schwingungsrichtungen der Nikols liegen. Die Beobachtungen werden in der Regel im parallelen Licht vorgenommen, zur Ergänzung bisweilen im konvergenten Licht, um zu bestimmen, ob der Kristall optisch einachsig oder zweiachsig ist. Hierzu wird eine Linse (Kondensor) über den Polarisator geschoben und das Okular entfernt. Wegen der geringen Größe der Kristalle sind die Erscheinungen meist schwach und undeutlich. Für unsere Zwecke genügt folgende Tabelle:

1. Alle Kristalle bleiben bei gekreuzten Nikols in jeder Lage, im parallelen wie im konvergenten Licht dunkel; sie sind einfach brechend, regulär.
2. Die meisten Kristalle werden zwischen gekreuzten Nikols hell (oft nur grau) und farbig und besitzen gerade Auslöschung, einzelne bleiben in allen Lagen dunkel; im konvergenten Licht geben diese das schwarze Kreuz einachsiger Kristalle. Die Kristalle sind also doppelbrechend und optisch einachsig. Man hat weiter den Umriß der dunkel bleibenden Kristalle zu beachten:
   a) Der Umriß der dunkel bleibenden Kristalle ist vierseitig, quadratisch, die Kristalle sind quadratisch.
   b) Der Umriß ist sechsseitig, die Kristalle sind hexagonal.
   c) Der Umriß der dunkel bleibenden Kristalle ist dreiseitig, die Kristalle sind rhomboedrisch.
3. Alle Kristalle werden zwischen gekreuzten Nikols hell (oft nur grau) und farbig, im konvergenten Licht lassen manche der grau erscheinenden Kristalle schwarze Hyperbeln wahrnehmen, sie sind optisch zweiachsig.
   a) Alle besitzen gerade Auslöschung, sie sind rhombisch.
   b) Die meisten besitzen schiefe, einige gerade Auslöschung, sie sind monoklin.
   c) Alle Kristalle zeigen schiefe Auslöschung, sie sind triklin.

Sehr zu beachten ist dabei die Tatsache, daß die Eiweißkristalle bei Behandlung mit siedendem Wasser oder mit Alkohol ihre Doppelbrechung verlieren. Ich mache auf die in dem Kapitel über künstliche Eiweißkristalle gemachten Angaben aufmerksam. Bezüglich der Eiweißkristalle der Protoplasten fand schon Radlkofer (1859, S. 26, 27) daß die durch Kochen oder Alkohol koagulierten Eiweißkristalle ihre Doppelbrechung verlieren.

Schimper (1878), dem wir sorgfältige kristallographische Untersuchungen über die Eiweißkristalle der pflanzlichen Protoplasten verdanken, hat auch noch Winkelmessungen ausgeführt. Er gelangte dadurch zu ziemlich einwandfreien Resultaten. Die relativ großen und leicht unter dem Mikroskop zu rollenden Eiweißkristalle der Aleuronkörner gehören nach ihm entweder in die tetraedrisch-hemiedrische Abteilung des regulären Systems

oder in die rhomboedrisch-hemiedrische Abteilung des hexagonalen Systems. Er fand verschiedene Arten von Kristallen:

I. Musa Hillii: Optisch einachsige Kristalle hexagonal rhomboedrischer Symmetrie. Achsenverhältnis 1 : 2,1. Auftretende Formen R, oR. Doppelbrechung +.

II. Sparganium ramosum: Optisch einachsige Kristalle hexagonal rhomboedrischer Symmetrie. Auftretende Formen R, $-\frac{1}{2}$ R, oR. Doppelbrechung —.

III. Bertholletia excelsa: Optisch einachsige Kristalle hexagonal rhomboedrischer Symmetrie. Achsenverhältnis 1 : 2,42. Doppelbrechung +. Gleiche Kristalle sind sehr verbreitet. Sie kommen z. B. vor bei Papaverazeen, Fumariazeen, Magnoliazeen, Araliazeen, Kampanulazeen, Genzianazeen, Labiaten, Skrophulariazeen, Umbelliferen, Palmen, Zyperazeen, auch bei Gymnospermen.

IV. Rhicinus communis; Einfach brechende Kristalle tetraedrisch, hemiedrisch regulärer Symmetrie. Auftretende Formen $+\frac{0}{2}$, -0; $\infty 0 \infty$. Weniger verbreitet. Finden sich z. B. bei Linum, Viola, Menispermum, Ruta, Passiflora, Euphorbia.

Außer diesen in Aleuronkörnern vorkommenden Kristallen untersuchte Schimper noch die Eiweißkristalle des Zytoplasmas der Kartoffel genau: Einfach brechende Kristalle regulärer Symmetrie. Kristallform $\infty 0 \infty$.

Schimper sah nur diese Form, Cohn einmal Oktaeder, Sachs auch Tetraeder.

Sehr auffallende Eigenschaften der Eiweißkristalle der Protoplasten sind ihre Porosität und ihre Quellbarkeit. Cohn (1860), Radlkofer (1859), Nägeli (Botanische Mitteilungen I, S. 217) erkannten diese Eigenschaften schon.

Nicht im Wasser lösliche Eiweißkristalle nehmen schon an Volumen zu, wenn sie trocken in kaltes Wasser gebracht werden. Dabei verlieren die nicht regulären Kristalle ihre Doppelbrechung nicht. Beim Eintrocknen nehmen die durchtränkten Kristalle ihr früheres Volumen wieder an. Bei Behandlung mit stärkeren Quellungsmitteln, wie verdünnten Säuren oder Alkalien, bleiben reguläre Kristalloide bei der Quellung sich selbst ähnlich, während z. B. einachsige eine gesetzmäßige Änderung der Lage ihrer Flächen erleiden in bestimmtem Zusammenhang mit der Kristallform (Schimper 1874, S. 14, 1878, S. 34). Anisotrope Kristalloide verlieren beim Aufquellen in Säuren oder Alkalien ihre Doppelbrechung (Schimper 1878, S. 45).

Porosität und Quellbarkeit besitzen die künstlichen Eiweißkristalle in gleichem Maße, sie sind also keine Besonderheiten der Eiweißkristalle der Zelle.

Erwähnt muß zuletzt noch werden, daß unter den Eiweißkristallen des Protoplasten auch solche mit deutlicher Schichtung und relativ geringer zentraler Dichtigkeit vorkommen. Schon Cohn (1860) und Nägeli sind auf diese Tatsache aufmerksam geworden. Schimper (1878, S. 50) sah die Schichtung bei den Eiweißkristallen der Kartoffelknolle, denen der Aleuronkörner von

Sparganium, Rhizinus und anderen regulären Kristallen, sowie manchen Kristallen des Typus Bertholletia excelsa. Schön sieht man die Erscheinung an den Eiweißkristallen der Aleuronkörner von Musa. Schimper (S. 47) sagt darüber: „Das Aufquellen eines Kristalloids von Musa in reinem Wasser ist mit einer Differenzierung seiner Substanz in Schichten ungleicher Durchsichtigkeit verbunden; die Schichten sind meist zahlreich, von ungleicher Dicke, von höchst regelmäßigem, den Flächen des Kristalloids parallelem Verlauf; jede Schicht geht um das ganze Kristalloid herum, bisweilen jedoch trifft man solche, die nur parallel der Basisfläche entwickelt sind. Im Zentrum ist ein meist sehr kleiner Kern; in gewissen Fällen ist die Mitte durch eine gekörnelte, vielleicht spongiöse Masse eingenommen, in welcher die Differenzierung in Schichten kaum erkennbar ist. Anderseits kann auch die Schichtung auf die Mitte beschränkt sein, während der äußere Teil scheinbar homogen bleibt; überhaupt pflegen die äußeren Schichten breiter und voneinander weniger verschieden als die inneren zu sein.“ Auch tritt bei der Quellung in manchen Fällen (Rhizinus-, Musa-, Aleuronkristalle) eine radiale Streifung in den Schichten auf und eine Verbindungslinie der Ecken, Leistenbildung (S. 53). Auch Kritzler (1900, S. 36) beschreibt die in 1 proz. Kochsalzlösung hervortretende Schichtung.

Auch diese Schichtung ist nicht etwa eine Eigentümlichkeit der in der Zelle gewachsenen Eiweißkristalle. Maschke (1859, S. 443, Taf. XV, Fig. 130) fand sie in sehr schöner Ausbildung bei seinen aus der Lösung von Aleuronkörnern der Paranuß erhaltenen Kristallen.

Über die Art, in welcher die Auflösung der Eiweißkristalle in der Zelle erfolgt, ist man wenig unterrichtet. Sie könnte durch Abtragen unveränderter Masse von der Peripherie aus erfolgen. Sie könnte auch unter Verquellung der Kristalle eintreten, und es könnte auch innere Lösung, Auslaugung der unverquollenen oder verquollenen Masse stattfinden.

Sperlich (1906, S. 9) sagt über die Lösung der Eiweißkristalle von Alectorolophus folgendes: „Was die Art und Weise der Auflösung betrifft, so geht aus meinen Bildern hervor, daß Stock mit Recht von einem Abschmelzen der Massen spricht. Die fixierten Stadien der Auflösung zeigen, daß bei diesem von der Peripherie gegen das Innere des Kristalls fortschreitenden Prozeß das eine Mal die Kristallgestalt beibehalten wird, das andere Mal jedoch die Kristallgestalt eine mehr rundliche oder ellipsoidische Gestalt erhält.“ „Neben dieser Abschmelzung von der Peripherie gegen das Innere ist aber besonders bei größeren Kristallen auch hin und wieder ein Auflösungsprozeß zu beobachten, wie ihn Leitgeb (1887, S. 121) für die Kernkristalle in Pinguicula-Blättern angibt: ein Zerfall des Kristalls in Bruchstücke. — Hierbei ist zu bedenken, daß diese Bruchstücke auch scheinbar nur Teile eines Kristalls sein könnten, in Wirklichkeit jedoch ganze Kristalle, die vor Beginn der Auflösung so eng aneinander schlossen, daß sie in ihrer Gesamtheit ein einziges großes Kristalloid vortäuschen.“

Dafür, daß die Eiweißkristalle in der Zelle vielleicht gleich-

sam durch Auslaugung von innen gelöst werden können, spricht die Beobachtung von Schmitz (1884, S. 129), daß die Algentrophoplasten Eiweißkristalle enthalten, die unter Umständen, wenn sie in Lösung begriffen sind, relativ schwach lichtbrechend werden. Nach Werminski (1888, S. 202) schwellen die Eiweißkristalle bei der Lösung der Aleuronkörner auf, ihre Umrisse werden dabei undeutlich, ehe die Auflösung erfolgt. Nach Pfeffer (1872, S. 456) lösen sich die Eiweißkristalle der Aleuronkörner von Rhizinus und der Pinie, nach Nägeli (Sitzb. der Münchener Akademie, 1862, S. 130) auch noch die von Bertholletia zuerst innen.

Pfeffer (1872, S. 529) sagt über die Lösung der Eiweißkristalle der Aleuronkörner im allgemeinen: „Ähnlich wie bei den Stärkekörnern innerhalb der Pflanze findet also auch bei den Kristalloiden bald zentripetal, bald zentrifugal fortschreitende Lösung statt und ist bald die erstere, bald die letztere Lösungsart überwiegend. Außerdem können aber auch die Kristalloide von einer oder einigen Stellen aus angegriffen werden und von hier aus setzt sich dann die Lösung im Innern ausbreitend fort."

Wieweit bei der Lösung der Eiweißkristalle Enzyme unter Umständen mitwirken, wissen wir nicht.

Die biologische Bedeutung der Eiweißkristalle des Protoplasten.

Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß die Eiweißkristalle des Protoplasten ergastische Gebilde sind. Dafür spricht der Nachweis, daß sie wie andere Eiweißkristalle wachsen und in der Pflanze restlos gelöst werden können, überhaupt in allen Punkten außerhalb der Pflanze gewachsenen Eiweißkristallen gleichen.

In biologischer Beziehung sind diese ergastischen Gebilde von einigen Forschern fälschlicherweise für Exkrete des Protoplasten gehalten worden. So erklärte van Tieghem (1875, S. 30) ohne Anführung eines genügenden Grundes die Eiweißkristalle der Mukorineen für einen zur Bildung der Reproduktionsorgane unnützen oder schädlichen Stoff, während er die Eiweißkristalle der Phanerogamen für Reservestoffe hält. Auch Chemielewski (1887, S. 118) behauptet, daß die Eiweißkristalle von Epiphyllum Exkrete seien. Wakker (1888, S. 473) meint, daß die Bildung von Eiweißkristallen im Kern „eine eigentümliche Desorganisation des Zellkernes anzeige und physiologisch von geringer Wichtigkeit" sei.

Demgegenüber ist es sicher zu beweisen, daß die Eiweißkristalle des Protoplasten Gebrauchsgebilde sind, ergastische Gebilde, welche bei Überfluß an Nährstoffen abgelagert, bei eintretendem Nährstoffmangel wieder gelöst und für Wachstum und die Arbeit der Zelle verbraucht werden.

Wir wollen diejenigen in der Literatur enthaltenen Angaben, welche zum Beweis für diese Auffassung dienen können, anführen.

Zuerst ist beobachtet worden, daß in Laubblättern vorkommende Eiweißkristalle vor dem Absterben gelöst werden, daß sie also zu denjenigen Gebilden gehören, deren Bestandteile von der Pflanze vor dem Abwerfen der Blätter zurückgenommen werden. Klein (1882, S. 63) sagt von den Eiweißkristallen der Zellkerne von

Pinguicula: „In jugendlichen Zellen sind die Zellkerne homogen und enthalten keine Kristalle, nur ein kleines Kernkörperchen. — Beim Absterben der Blätter werden die Kristalloide aufgelöst und die Kerne erscheinen nun als matt konturierte Körperchen mit glänzendem Kernkörperchen."

Raunkjär (1887, S. 43) findet die Zellkern-Eiweißkristalle bei Aeschynanthus in jungen Blättern und sieht sie in alternden verschwinden. Er sagt:

„Hvad Krystalloidernes Forekomst i Organer af forskjellig Alder angaar, da opträde de allerede i de meget unge Blade, men vorsvinde af de äldre henimod det Tidspunkt, da disse begynde at visne. Saaledes fandt jeg Krystalloider i Bägerets Epidermiscellerne af de endnu ikke var begyndt; endvidere i Epidermiscellerne af de endnu i Knoppen indesluttede Lövblade. Krystalloiderne ere i disse unge Blade meget smaa, men tiltage i Störrelse efterhaanden som Bladene voxe, og ere störst i det netop fuldtvoxne friske Lövblade. Men samtidig met at Bladenes Funktionsdygtighed aftager, forsvinde tillige Kristalloiderne, saa at de i de nederste, henvisnende Blade ikke längere kunne paavises."

Raunkjär betrachtet deshalb auch die Zellkerneiweißkristalle als Reservestoff.

Stock (1893, S. 220) untersuchte das Verhalten der Chromatophoren-Eiweißkristalle von Archyranthes Verschaffeltii und der Zellkern-Eiweißkristalle von Syringa, Rivina humilis beim Absterben der Laubblätter. Die Chromatophorenkristalle erhielten sich mindestens bis drei Tage vor dem Abfallen der Blätter; die letzten grünen Teile der Blätter zeigten kurz vor dem Abfallen keine Eiweißkristalle oder nur noch ganz zarte Stäbchen; die gelbgewordenen Teile waren frei von Eiweißkristallen, obgleich die Chromatophoren noch gut erhalten waren. Ebenso verhielten sich die Eiweißkristalle der Zellkerne von Syringa und Rivina.

Wie die Stärkekörner und Reservestoff-Membranlamellen und andere aus Kohlehydraten bestehende ergastische Gebilde sehen wir auch die Eiweißkristalle in den Reservestoffbehältern bei deren Entleerung verschwinden.

Wakker (1892) zeigte, daß die im Zytoplasma der Achsenknollen von Tecophilea cyanocrodus liegenden Eiweißkristalle bei der Entleerung der Knollen gelöst werden. Er sagt (S. 9): „Aus dieser Erfahrung erhellt, daß wir es mit einem Eiweißkörper zu tun haben, welcher sich während des Wachstums der Knolle im Frühling in deren oberflächlichen Zellen ablagert und bei der Entleerung im nächsten Winter und Frühling zu gleicher Zeit mit den Reservestoffen, vielleicht auch etwas früher, schwindet. Demzufolge liegt der Gedanke natürlich nahe, daß wir das Rhabdoid auch als einen eigentümlichen Reservestoff betrachten müssen."

Ganz allgemein sieht man die Eiweißkristalle dort gelöst werden, wo es wahrscheinlich ist, daß sie zum Aufbau von Neubildungen benutzt werden.

Leitgeb (1888, S. 120) sagt: „Es läßt sich aber leicht zeigen, daß bei Pinguicula unter gewissen Umständen die kristallisierte Proteinsubstanz der Zellkerne in der Tat verbraucht wird: wenn man isolierte Winterknopsen unter Zuführung von genügender Feuchtigkeit kultiviert, so entwickeln sich die Blätter auf Kosten der angesammelten Reservestoffe bis zu ihrer normalen Größe. Untersucht man nun die Blätter solcher, längere Zeit noch weiter unter Lichtabschluß gehaltener Pflanzen, so erscheinen die nun vollkommen entstärkten Oberhautzellen hyalin, und das Protoplasma zeigt lebhafte Zirkulationsströmungen. In einzelnen Zellen sind die Kristalloide noch vollkommen erhalten, in anderen fehlen sie; in den meisten aber zeigen sie sich augenscheinlich in Auflösung begriffen: die quadratischen Blättchen erscheinen von den Seiten von parallelen Lichtlinien (Spaltungsflächen) durchzogen oder nach diesen Richtungen zerklüftet und in Bruchstücke zerfallen. Bei anderen erscheint nur das Hüllhäutchen in der Form des ursprünglichen Kristalls erhalten, die Innenmasse aber bis auf einzelne isolierte Bruchstücke herausgelöst."

Zimmermann beobachtete an einem Rhizom von Polypodium vacillans, daß die Eiweißkristalle dicht unter dem von ihnen freien Vegetationspunkt am zahlreichsten vorkommen, in älteren Teilen des Rhizomes fehlten (1893, S. 65).

Heinricher (1900, S. 37) sah bei Lathraea ebenfalls die Eiweißkristalle in der nächsten Nähe des Vegetationspunktes auftreten und „in sehr jungen Organen bald nach Überwindung der ersten Embryonalstadien allgemein vorhanden sein."

Julius Klein (1882, S. 53) fand bei Acetabularia Eiweißkristalle nur bei Exemplaren im Zytoplasma, welche noch keine Sporen gebildet hatten.

Schmitz (1882, S. 51) gibt an, daß bei der Bildung der Zoosporen der Algen die Pyrenoide häufig undeutlich und schwierig erkennbar werden und sagt darüber: „Diese Verringerung der Lichtbrechung hat wohl unzweifelhaft in einer Abnahme der Substanzmenge ihren Grund. Dieselbe kann in manchen Fällen sehr weit gehen, so daß es sehr schwierig wird, von dem Vorhandensein der Pyrenoide sich zu überzeugen, wie z. B. bei Euglena viridis, allein bisher habe ich noch keinen einzigen Fall aufzufinden vermocht, in dem zweifellos die Abnahme der Substanz bis zum völligen Schwinden derselben fortgeschritten wäre."

Zimmermann sagt: „Ebenso fand ich auch in älteren Blättern von Polypodium ireoides, die schon reife Sporangien gebildet hatten, stets bedeutend weniger Proteinkristalle als bei jüngeren, aber bereits völlig ausgewachsenen Blättern. Bei den älteren Blättern waren nämlich fast nur in der Umgebung der Sori größere Kristalloide anzutreffen, während in den jüngeren die Kerne des gesamten Mesophylls zahlreiche zum Teil recht große Kristalloide enthielten.

Amadei (1898, S. 41) sah die Eiweißkristalle der Staubblätter zur Zeit der Pollenreife plötzlich verschwinden.

Huie (1895) beobachtete, daß die Zahl der im Zytoplasma liegenden Eiweißkristalle der Haare der Plazenten von Scilla patula abnahmen, als die Befruchtung der Samenknospe eingetreten war. Die Eiweißkristalle in den Zellkernen der Knospenschuppen von Syringa, Ligustrum, Forsythia und Fraxinus, die in den Knospenschuppen der geschlossenen Knospen ganz allgemein und reichlich vorhanden sind, fand Stock (1893) in den abfallenden Knospenschuppen nur in geringen Mengen oder nicht mehr vor.

Auch die Tatsache, daß sich Eiweißkristalle da in großer Menge ausbilden, wo eine Stauung der Reservestoffe eintritt, spricht für die Auffassung der Eiweißkristalle als Reservestoffe.

Heinricher (1891, S. 287) fand in Laubsprossen von Kartoffelpflanzen, die keine Knollen gebildet hatten und deren Wurzeln abgestorben waren, sehr viele Eiweißkristalle, besonders hatten sie sich in dem Parenchym der Siebteile ausgeschieden.

Diese Anhäufung der Eiweißkristalle in der Nähe der Siebteile, die auch von anderen Autoren (z. B. Amadei 1898, S. 41) beobachtet wurde, ist in Parallele mit der Anhäufung der Stärke in der Nähe der Leitungsbahnen zu setzen.

Jeder Zweifel an der Richtigkeit der Ansicht, daß die Eiweißkristalle des Protoplasten Reservematerial seien, ist zuletzt durch die eingehende Untersuchung der Frage durch Sperlich unmöglich gemacht worden.

Sperlich (1906) untersuchte zuerst die Orte des Auftretens, Vorkommens und Verschwindens der Eiweißkristalle bei Alectorolophus Alectorolophus (Scop.) Stern.

Aus seinen Beobachtungsresultaten seien folgende hervorgehoben. Die Kristalle traten zahlreichst 0,4 mm unter dem Vegetationspunkt der Achse auf, waren aber schon 2 bis 3 Internodien tiefer gelöst, so daß sie für den Vegetationspunkt und das Wachstum der Zellen der Internodien verbraucht zu werden scheinen.

Die in der Nähe der Siebteile der Achse angehäuften Kristalle schwinden bei der Weiterentwicklung der Seitenorgane (S. 34).

In der Rinde der Wurzel und vorzüglich in der Nähe der Siebteile derselben häufen sich die Eiweißkristalle, beginnen aber beim Aufblühen der Blüten zu schwinden und verschwinden ganz, wenn die Pflanze fruchtet.

Die Krone, welche zur Zeit des Aufblühens Eiweißkristalle führt, verliert sie vor dem Welken.

„In den Fruchtblättern erfolgt die erste Bildung von Kristallen knapp vor dem Aufblühen und zwar in der äußeren Epidermis, im Bereich der Blattbasen auch in darunterliegenden Zellen. Die Menge der kristallführenden Kerne in den Wänden des Fruchtknotens nimmt zunächst mit fortschreitender Entwicklung zu. Ist im Keimsack der Eiapparat vollkommen entwickelt, so sind die Kristalle der Fruchtknotenwände bis auf jene der äußeren Epidermis zum Teil vollständig gelöst, zum Teil in Lösung. Eine geradezu immense Steigerung kristallisierten Eiweißes erfolgt zu dieser

Zeit in den Kernen der Plazenten und der Nabelstränge, die Samenknospen hingegen weisen nur im Integument kleinere Kristalloide auf. Nach erfolgter Befruchtung beginnt die Auflösung der großen Eiweißkristalle der Plazenten und Nabelstränge, dafür entwickeln sich in fast allen Kernen der Nuzellen Kristalloide, die Kristalle in den Integumenten nehmen an Größe und Menge zu, die Zellen des Embryo und Endosperms bleiben kristallfrei. Zu der Zeit, da Nuzellus und Integument mit der Ausbildung der Samenschale und des Samenflügels beginnen, ist bis auf einige Kristalle in den Zellen der Integumente, in den Epidermen der Fruchtwände und bis auf vereinzelte Spuren in den Plazenten alles kristallisierte Eiweiß aus dem Bereich der Früchte verschwunden" (S. 35).

„Haben die Samen ihre vollendete Reife erlangt, so bilden sich in den Zellkernen des Endosperms Gruppen mächtiger Eiweißkristalle. Der ganze Kernraum wird von diesen Gebilden derart erfüllt, daß neben denselben nur äußerst selten ein anderer Kerninhaltskörper nachweisbar ist. Die Kristalle überdauern die Zeit der Samenruhe und werden zu Beginn der Keimung aus den Kernen herausgelöst; dies geschieht zur selben Zeit, da die Aleuronkörner zu Vakuolen mit flüssigem Inhalt werden" (S. 37).

Sperlich (S. 24) weist noch besonders darauf hin, daß alle Eiweißkristalle nach der Fruchtbildung verschwunden sind bis auf unbedeutende Reste, wie wir ja auch bei stärkereichen Pflanzen unter ähnlichen Bedingungen kleine Stärkereste immer nachweisen können. Nur in den Kernen und im Zytoplasma des Endosperms häufen sich die Eiweißkristalle als Reservestoffe an, um bei der Keimung verbraucht zu werden.

Ganz ausgezeichnet spricht für die Anschauung, daß die Eiweißkristalle der Kerne ebenso wie die der Aleuronkörner aus einem Reservestoff bestehen, der sich nur dann in Kristallen ausscheidet, wenn ein großer Überschuß desselben vorhanden ist, die von Sperlich erwiesene Tatsache, daß die Bildung von Eiweißkristallen in den Organen von Hungerpflanzen unterbleibt.

Alectorolophus wurde einmal in zwei Exemplaren von Sperlich ohne Wirtspflanze zur Blüte gebracht, und es ergab die mikroskopische Untersuchung dieser Pflanzen das folgende (S. 28): „Alle untersuchten Schnittserien ergaben nur unbedeutende Spuren kristallisierten Eiweißes, und von besonderem Wert ist die Tatsache, daß auch jene Gewebe, die bei der normal ernährten Pflanze zur Blütezeit ungemein reich an diesen Kerninhaltskörpern sind, Epidermis der Fruchtknotenwände, Plazenten, Integumente, von vereinzelten kleinen Kriställchen abgesehen, durchaus kristallfrei sind."

Gegenüber diesen die Reservestoffnatur der Eiweißkristalle sicher beweisenden Tatsachen erscheint es auffallend, daß Blätter von Mimulus Tilingii, die Zimmermann (1893, S. 113) 8 Tage lang verdunkelt hielt, ihre Eiweißkristalle im Zellkern nicht gelöst hatten. Auch Stock (1893, S. 222) fand, daß in den Trophoplasten der Laubblätter von Achyranthes Verschaffeltii die Eiweißkristalle der Trophoplasten nicht verschwanden, wenn er die Blätter 3 Wochen lang verdunkelte. Auch 30 Tage lang verdunkelte Laubblätter von Rivina humilis und Syringa vulgaris enthielten noch eben so viel Eiweißkristalle in ihren Zellkernen als während derselben Zeit fortgesetzt beleuchtete Blätter.

Da die Ableitung der Reservestoffe aus den Blättern ganz abhängig vom Verbrauch in den anderen Pflanzenteilen ist und die Eiweißkörper in den Blättern beim Atmungsprozeß erst dann angegriffen werden, wenn fast alle Kohlehydrate veratmet sind, man ferner nicht genau weiß, wie die Verhältnisse in diesen Beziehungen lagen, so könnte man meinen, daß bei diesen Versuchen Ableitung und Verbrauch von Eiweiß so gering gewesen sei, daß die Eiweißkristalle nicht zur Lösung gekommen wären. Aber Stock sah auch, daß ganz im Dunkeln herangewachsene und eben so große im Licht herangewachsene Laubblätter von Syringa persica gleich viel Kristalle enthielten. Hier muß noch eine uns

unbekannte Ursache mitwirken, welche die Eiweißkristalle erhält.

Die Eiweißkristalle des Zytoplasmas (auch der Aleuronkörner), der Zellkerne und der Chromatophoren sind also als Reservestoffgebilde zu betrachten, die bei Anhäufung von Eiweißstoffen im Protoplasma entstehen können, bei Mangel an Eiweißstoffen in der Zelle gelöst werden. Es spricht nichts dafür, daß sie in besonderer Weise für die Eigenzwecke des Organs des Protoplasten gebildet werden, in dem wir sie finden. Es scheint vielmehr so, als hänge es von unbedeutenden Verhältnissen ab, ob das Eiweiß im Kern oder in einem anderen Organ kristallisiere. Vielleicht stören die Kristalle im Zellkern am wenigsten und werden nur dort in den Chromatophoren regelmäßig abgelagert, wo sich, wie in den Trophoplasten der Algen, besondere Partien zur Aufbewahrung ausgebildet haben. Sie unterscheiden sich dadurch von den Stärkekörnern, deren Bildungsort stets die Trophoplasten sind.

Sperlich (1906, S. 10) macht auf Grund seiner Untersuchungen über die Eiweißkristalle der Kerne von Alectorolophus folgende Bemerkung über die Bedeutung der Eiweißkristalle der Zellkerne, welche durchaus richtig erscheint und hier noch Platz finden mag. Er sagt: „An eine direkte Beziehung unserer Eiweißmassen zur Karyokinese, an eine direkte Verwertung derselben bei diesem Prozeß kann niemals gedacht werden, da dieselben keine konstanten Kerneinschlüsse sind wie etwa die Nukleolen und gerade dort stets fehlen, wo lebhafte Kernteilung zu finden ist, in den durchweg meristematischen Geweben; ebenso zeigen die Kerne des Keimsackes, die Pollenmutterzellen und die Endospermkerne vor der Samenreife keine Spur dieser Masse."

b) Literatur über Eiweißkristalle und Monographien einiger Eiweißkristalle der Pflanzenzelle.

a. Die Eiweißkristalle der Angiospermen.

Eiweißkristalle des Zytoplasmas.

Schriftenverzeichnis über die Eiweißkristalle des Zytoplasmas.

Eiweißkristalle mit Ausschluß derer der Aleuronkörner.

Bayli (1845) sah zuerst die Eiweißkristalle der Kartoffel, hielt sie aber für Kristalle des Kalziumphosphates. Cohn (1859) untersuchte die Eiweißkristalle der Kartoffelknolle kristallographisch und mikrochemisch. Schimper (1878), Schimper (1881, S. 143), Gardiner (1885). Molisch (1885) beschreibt in der Epidermis von Epiphyllumarten vorkommende spindelförmige Eiweißkörper ihrer Form nach und bespricht deren Verhalten zu Wasser, Ammoniak, Säuren, Schwefelsäure und Zucker. Dufour (1886), Chemielewski (1887), Wakker (1888, S. 470), Leitgeb (1888), Mikosch (1890), Heinricher (1891), Wakker (1892), Heinricher (1892). Stock 1893, S. 232): Als Blätter von Achyranthes Verschaffeltii und Rivina humilis auf Salpeterlösung gelegt wurden, entstanden im Zellsaft Eiweißkristalle, während er bei der ersten Pflanze unter normalen Verhältnissen nur in den Chromatophoren, bei der zweiten Pflanze nur im Zellkern Eiweißkristalle fand. Zimmermann (1893), Baccarini (1895), Huie (1895), Kruch (1896), Amadei (1898), Molisch (1899), Heinricher (1900): In allen Organen von Lathraea squamaria finden sich im Zytoplasma Eiweißkristalle in größerer Zahl in einer Zelle. Molisch (1901), Nesteler (1905), Heinricher (1906), Mrazek (1910), Gicklhorn (1913).

Schriftenverzeichnis über Eiweißkristalle der Aleuronkörner.

Hartig (1856, S. 263) sah die Eiweißkristalle in vielen Aleuronkörnern und erkannte z. B. bei Bertholletia scharfe Rhomboeder, bei Myristica Oktaeder, bei Casuarina Würfel, bei Rhicinus „einen dem tetraedrischen Systeme" zugehörigen Eiweißkristall. Die Jod- und die Millonsche Reaktion fielen positiv aus. Trecul (1858), Holle (1858 und 1859), Maschke (1858, S. 436), Maschke (1859), Radlkofer (1859, S. 51). Nägeli (1862, S. 217) untersuchte die Eiweißkristalle von Bertholletia kristallographisch und mikrochemisch (S. 224), vorzüglich auch die Quellung und führt den Namen Kristalloid ein (S. 217). Gris (1864). Pfeffer (1872) beschreibt auf S. 453 bis 456 das Verhalten der Eiweißkristalle der Aleuronkörner gegen mikrochemische Reagentien, bespricht S. 517 die Entstehung, S. 529 die Lösung der Kristalle in der Zelle und gibt S. 489 ein Verzeichnis der Spezies, bei denen Eiweißkristalle in den Aleuronkörnern gefunden wurden. Sachsse (1876) stellt künstliche Eiweißkristalle aus einer Lösung der Bertholletia-Aleuronkörner her. Schmiedeberg (1877/78). Schimper (1878) untersucht die Aleuronkorn-Kristalloide sorgfältig kristallographisch, ebenso die Quellungsverhältnisse derselben. Vines (1879, 1880, 1881). Wakker (1888) schildert die Entstehung der Eiweißkristalle der Aleuronkörner. Werminski (1888), Lüdtke (1897, S. 75), Lüdtke (1891). Tschirch und Kritzler (1900) schildern die Entstehung der Eiweißkristalle. Kritzler (1900).

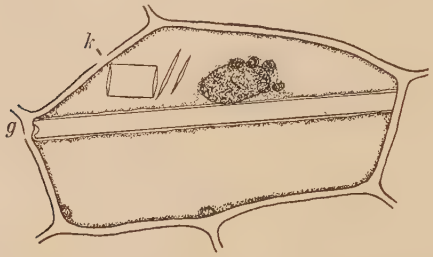


Fig. 25. Epidermiszelle des Kladodiums von Phyllocactus phyllanthoides mit Kristall *g* und Kristallen *k*, die Hülle des Kristalles *g* und das Zytoplasma mit Zellkern und Trophoplasten zeigend.

Die Kristalle der Epidermis der Kladodien von Phyllocactus phyllanthoides, Link[1]) und ihre Abkapselung.

Die Epidermis der Kladodien von Phyllocactus phyllanthoides besteht aus tafelförmigen, von oben gesehen meist sechseckigen, mit geraden oder wellig gebogenen Radialwänden versehenen Epidermiszellen. Unter ihr liegen zwei interzellularraumfreie Schichten etwas größerer, meist ebenfalls unregelmäßig sechseckiger Hypodermiszellen mit geraden Radialwänden, an welche sich das Assimilationsparenchym anschließt. Werden die Kladodien alt, so stirbt die Epidermis infolge von Korkbildung ab.

Die Epidermiszellen zeigen einen dünnen Wandbelag von Zytoplasma, in welchem der Zellkern und kleine grünliche Trophoplasten leicht zu erkennen sind. Die große zentrale Zellsaftvakuole ist mit farblosem, klaren Zellsaft erfüllt. In den Epidermiszellen hellgrüner, junger Kladodien fand ich im Anfang des Mai nur kleine Kristalle. Sie waren entweder spitz wetzsteinförmig (Fig. 25) oder erschienen als Tafeln von einer Form, wie sie durch Verlängerung der wetzsteinförmigen Kriställchen in der Richtung der geradlinigen Kanten entstehen würden. Die zweispitzigen Endflächen bilden mit den Längskanten der Tafeln einen größeren

[1]) Die benutzte Pflanze wird unter diesem Namen im Botanischen Garten zu Marburg kultiviert. Sie blüht nicht und ist deshalb nicht sicher bestimmbar. Eine Pflanze, die im Berliner Garten unter denselben Namen gezogen wird, aber ebenfalls nicht blüht, ist von ihr verschieden, ebenso eine von Hage & Schmidt in Erfurt bezogene Pflanze.

Winkel von ungefähr 100—110 Grad. Diese Kristalle, die ich als Kristalle *k* bezeichnen will, liegen frei in der Zentralvakuole, wie man leicht dadurch beweisen kann, daß sie durch diese schnell hindurchfallen, wenn man den Objekttisch, auf welchem das Präparat liegt, vertikal stellt und um seine Achse dreht.

In vorjährigen Kladodien fand ich im April und Mai neben den Kristallen *k* noch große Kristalle, die ich mit *g* bezeichne. Sie lagen vorzüglich in der Nähe der Spaltöffnungen in den Epidermiszellen, selten in den Hypodermiszellen. Sie waren ungefähr 40—70 μ lang und 4—8 μ dick. Ihre Gestalt war meist schlank, säulenförmig (Fig. 25). Oft erscheinen sie hemimorph, indem das eine Ende der Säule zugespitzt ist oder der ganze Kristall nadelförmig mit einer rechtwinklig zur Längsachse stehenden Endfläche ausgebildet ist. Die Kristalle *g* waren in eine sehr dünne bis sehr dicke Hülle einer gegen Reagentien sehr widerstandsfähigen, stark lichtbrechenden Substanz eingeschlossen, welche meist leicht zu erkennen ist, besonders aber deutlich vom Kristall sich abhebt, wenn man die Präparate in Säuregrünlösung färbt und dann in Glyzerin einlegt. Die Hülle bleibt dann ungefärbt, während der Kristall grün gefärbt erscheint. Diese Hülle verwächst an einem oder an beiden Enden des Kristalls mit der Zellmembran, so daß der Kristall in der Zelle festgelegt ist. So durchsetzen die Kristalle die Zentralvakuole gleichsam als Balken, auf den übrigens manchmal das Zytoplasma mit dem Zellkern teilweise hinaufwandert (Fig. 25).

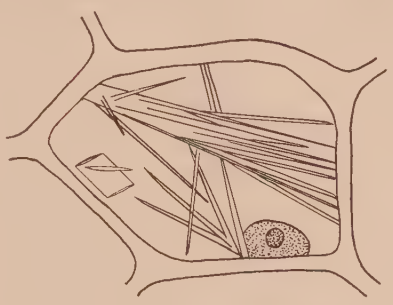


Fig. 26. Nadelbüschel aus Kristallen *f*, neben Kristallen *k* in einer Zelle.

Es können auch ein paar Kristalle *g* in einer Zelle liegen.

Stellt man im April oder Mai Flächenschnitte aus alten Kladodien her, welche die Hypodermis und die Epidermis enthalten, teilt die Schnitte in zwei Stücke, von denen man das eine lebend im Wasser untersucht, das andere in 80 proz. Alkohol legt und nach 12 Stunden im Wasser untersucht, so findet man in den mit Alkohol behandelten Schnitten neben den in den lebenden Schnitten allein vorkommenden Kristallen *k* und *g* noch eine dritte Art von Kristallen in der Epidermis und Hypodermis vor, die wir *f* nennen wollen (siehe Fig. 26). Dieselben sind meist nadelförmig und kleiner als die Kristalle *g*, vielfach zu Drusen oder Büscheln zusammengestellt, die oft an der Zellwand festsitzen, manchmal aber auch größer, zu vielen in einer Zelle zusammenliegend, selten so groß und ähnlich gestaltet wie die Kristalle *g*. Diese Kristalle *f* sind anscheinend aus einem in dem Vakuoleninhalt der Epi- und Hypodermis enthaltenen Stoff durch die Alkoholwirkung gebildet worden.

Die mikrochemische Untersuchung der drei Kristallarten mit Reagentien, welche die Frage zu entscheiden gestatten, ob die Kristalle aus Eiweißstoffen bestehen, ergab das folgende.

Mikrochemische Reaktionen der Kristalle *g*, *k* und *f*.
(Ist nichts anderes hinzugefügt, so sind die Reaktionen mit den Kristallen *g* und *k* mit frischem, lebendem Material ausgeführt.)

Kristalle *g*	Kristalle *k*	Kristalle *f*
Reaktion Bi.		
Gesättigte Kupfersulfatlösung löste nach 12 Stunden die Kristalle *g* nicht	löste die Kristalle *k*	löste die Kristalle nach 12 Stunden nicht.
Nach Zusatz von gesättigter Kalilauge trat Violettfärbung der Kristalle ein		Nach Zusatz von Kalilauge tritt sofort Lösung ein
Reaktion K.		
Kristalle bleiben erhalten	bleiben ungelöst	Kristalle lösen sich beim Kochen nicht. Kaltes Wasser löst nicht
Reaktion X.		
Salpetersäure von 65% löst sofort	löst sofort	Salpetersäure von 33% löst sofort
Salpetersäure von 32% löst sofort	löst sofort	
Salpetersäure von 16% löst nach 10 Minuten noch nicht	nach 10 Minuten gelöst	
Gelbfärbung nicht bemerkbar	Gelbfärbung nicht bemerkbar	
Reaktion M.		
Löst	ungefärbt	löst sofort
Reaktion A.		
Lösung, ohne Färbung	Werden in Körnchen verwandelt und färben sich nicht	Lösung, ohne Färbung
Reaktion F.		
Blaufärbung	ungefärbt	Nach Reaktion gelöst
Reaktion J.		
Langsam eintretende Dunkelbraun-Färbung	ungefärbt	langsam eintretende dunkelbraune Färbung
Reaktion P.		
Ungelöst, gelb gefärbt	ungelöst, ungefärbt	ungelöst, Gelbfärbung
Reaktion PE.		
Lösen sich schon in der Salzsäure von 0,5%	lösen sich schon in Salzsäure von 0,5% bei 35°	lösen sich schon in der Salzsäure von 0,5%
Reaktion TE.		
Die in Hülle liegenden Kristalle nach 24 Stunden nicht gelöst, später langsam angegriffen (siehe dazu die Natriumkarbonatreaktion	ungelöst	gelöst nach 48 Stunden (siehe dazu Natriumkarbonat-Reaktion)
Färbung P.		
Gefärbt	ungefärbt	intensiv gefärbt
Färbung Sg.		
Gefärbt	ungefärbt	intensiv gefärbt
Gesättigte Kalilauge		
Löst aus der Hülle heraus	zerstört die Kristalle langsam	löst
Gesättigte Kochsalzlösung		
Ungelöst	ungelöst	löst nicht
Natriumkarbonatlösung 1proz.		
Löst nicht in der Kälte. In 0,5-proz. Sodalösung bei 35° in 48 Stunden gelöst	ungelöst	löst nicht in der Kälte innerhalb einer halben Stunde. Bei 35° löst 0,5% Natriumkarbonatlösung innerhalb 48 Stunden

Kristalle *g*	Kristalle *k*	Kristalle *f*
Salzsäure 25proz. löst 2,5proz. löst in 15—30 Minuten 0,5proz. löst in der Kälte in 24 Std. nicht, wohl aber bei 35°	löst löst	0,5proz. Salzsäure löst bei 35° in 24 Stunden
Methylenblau 1 + 10 (ARTHUR MEYER 1903, S. 152) Färbt nicht Nach Zusatz von 1proz. Schwefelsäure keine Veränderung	färbt nicht	
Glyzerin Löst die Kristalle aus Alkoholmaterial nicht	löst nicht	löst nicht

Aus dem Verhalten der Kristalle gegen mikrochemische Reagentien läßt sich schließen, daß die Kristalle *g* Eiweißkristalle sind, und daß es wahrscheinlich ist, das dasselbe für die Kristalle *f* gilt, während die Kristalle *k* sicher nicht aus Eiweiß bestehen.

Da der Vakuoleninhalt der Epidermis- und Hypodermiszellen im April und auch noch im Mai einen Niederschlag mit Pikrinsäure und mit Alkohol gibt, so ist es wahrscheinlich, daß die Kristalle *f* aus ursprünglich im Zellsaft gelösten Eiweißkörpern entstanden.

Um zu entscheiden, ob die Eiweißkristalle *g* trotz der Umhüllung wieder gelöst werden können, habe ich am 18. 5. 15 einen Steckling von Phyllocactus in Sand eingesetzt. Er bestand aus einem älteren dreikantigen Achsenstück *a*, an dem ein aus zwei Gliedern bestehender zweikantiger Zweig *b* saß. In der Epidermis von *a* und in der vom unteren Glied von *b* waren umhüllte Kristalle zahlreich vorhanden. Der Zweig *b* hatte nun bis zum 1. 3. 16 an seiner Basis einen ihm an Größe fast gleichkommenden Zweig *c* getrieben, der wieder dreikantig war. Am 1. 3. 16 waren in diesem Zweig sowie in dem oberen Glied des Zweiges *b* keine Eiweißkristalle zu finden. Dagegen waren im unteren Glied des Zweiges *b*, selbst da, wo der Zweig *c* entsprungen war, umhüllte Eiweißkristalle in solcher Menge vorhanden, daß angenommen werden muß, daß die umhüllten Kristalle nicht angegriffen worden sind.

Die Eiweißkristalle scheinen danach durch die Hülle gegen die Auflösung geschützt zu sein. Da es stets große Kristalle sind, welche umhüllt werden, so scheint es mir so, als würden die Kristalle abgekapselt, um die Zelle vor dem die Membran verletzenden Weiterwachsen des Eiweißkristalls zu schützen.

Eiweißkristalle des Zellkerns.

Schriftenverzeichnis über die Eiweißkristalle der Zellkerne der Angiospermen.

Eiweißkristalle sind zuerst von RADLKOFER (Tageblatt der Naturforscherversammlung in Karlsruhe vom 19. und 22. Sept. 1858, S. 27 und 28) entdeckt worden. Genau berichtet er über diese in Lathraea squamaria gefundenen Eiweißkristalle in seiner 1859 bei ENGELMANN erschienenen Abhandlung (1859). VOGL (1866—67,

S. 60), Julius Klein (1883), Julius Klein (1880), Russow (1881), Julius Klein (1882), Julius Klein (1882a), Kallen (1882, S. 79), Raunkjär (1882), Dufour (1886, S. 139). Raunkjär (1887) beobachtet das Auftreten der Kristalle in jungen, das Verschwinden in alternden Blättern. Schenck (1884, S. 24, Anmerkung), Leitgeb (1888, S. 113), Wakker (1888, S. 472), Schaar (1890). Stock (1893) prüfte das Verhalten der Eiweißkristalle der Zellkerne von Lophospermum scandens und Stylidium gegen Eiweiß lösende Enzyme. Er prüfte den Einfluß des Lichtes und des Mangels an Stickstoff und Kohlenstoff in den Nährlösungen auf die Entstehung und Lösung der Eiweißkristalle. Zimmermann (1893, S. 70) untersucht das Verhalten der Eiweißkristalle bei der Karyokinese. Borzi (1894), Zimmermann (1896, S. 44), Baccarini (1895). Sperlich (1906) begründet durch seine sorgfältige Untersuchung die Anschauung gut, daß die Eiweißkristalle der Kerne Reservestoffe seien, die sich in ernährungsphysiologischer Beziehung ähnlich wie die transitorischen Stärkekörner verhalten. Kiehn (1917).

Die Eiweißkristalle der Zellkerne von Campanula trachelium.

A. Vogel hat 1866 die Kristalle der Zellkerne des Wurzelparenchyms von Campanula trachelium gesehen und abgebildet, aber das Wesen dieser Einschlüsse des Zellkerns nicht erkannt. Heinrich Schenk erkannte 1884 in den Haaren derselben Pflanze Eiweißkristalle der Zellkerne. Dufour (1886, S. 139) beschrieb stäbchenförmige Kristalle, die sich mit Jod färben und in Kalilauge lösen, für die Kerne von Campanula thyrsioidea.

Genauer untersucht hat die Kristalle der Kampanulazeen erst Zimmermann. Er sagt 1893, S. 72:

„1. Campanula trachelium. Bei dieser Pflanze fand ich zunächst in der Epidermis der Fruchtknotenwandung, der Blätter und unreifen Frucht in jedem Kern ein großes Kristalloid. Dieselben sind einerseits durch ihre bedeutende Größe den übrigen Kristalloiden gegenüber ausgezeichnet, wie z. B. die Vergleichung der Figuren 21—24, Taf. II, die Kerne aus der Fruchtknotenwand von Campanula trachelium darstellen, mit den bei gleicher Vergrößerung gezeichneten Kernen der Farne hervorgeht. Anderseits besitzen sie aber auch die merkwürdigsten Gestalten. Sie sind nämlich nur selten regelmäßig rundlich oder einfach nadelförmig, vielmehr fast ausnahmslos an einem oder beiden Enden gekrümmt, auch wohl in der Mitte eingeknickt oder schlangenartig gewunden (cf. Taf. II, Fig. 21—24). Nur selten kommen neben den langgestreckten Kristalloiden rundliche oder oktaederähnliche innerhalb desselben Kernes vor (cf. Taf. II, Fig. 23). Kristalloide von ähnlicher Größe und Gestalt lassen sich nun ferner auch in der Wurzel mit Leichtigkeit beobachten und zwar sind sie hier in fast allen parenchymatischen Zellen des Holzkörpers und der Rinde zu finden. Man kann sich hier auch bei den nach der angegebenen Methode dargestellten Präparaten leicht davon überzeugen, daß die Kristalloide nicht nur äußerlich dem Kern anhaften, wie Vogel angibt, sondern wirklich in demselben eingebettet sind, und nur mit ihren feinen Spitzen aus der Kernmasse hervorragen. Ob nicht auch diese feinen Spitzen von einer dünnen Kernmembran überzogen sind, was wohl a priori sehr wahrscheinlich erscheinen dürfte, habe ich nicht untersucht.

2. Campanula persicifolia. Lange nadelförmige Kristalloide sind auch hier in der Epidermis und der subepidermalen Schicht der Fruchtknotenwand anzutreffen, und zwar fand ich dieselben sowohl im Fruchtknoten einer soeben entfalteten Blüte als auch in einer nahezu reifen Frucht. Im ersteren Falle hatten auch die Nadeln bereits die gleiche Länge wie später, nur ihr Dickendurchmesser war meist erheblich geringer. Ganz gleiche Kristalloide fand ich ferner bei dieser Art auch im Palisadengewebe erwachsener Blätter. Sie waren in dem untersuchten Fall in jeder Palisadenzelle vorhanden und verliefen parallel der Streckungsrichtung der Zellen, so daß man auf Flächenschnitten durch das Blatt einen kleinen roten Kreis innerhalb der Kerne beobachtet, während auf Querschnitten die nadelförmigen Kristalloide sichtbar werden. Endlich enthielten auch die parenchymatischen Zellen einer jungen Wurzel vereinzelt feine nadelförmige Kristalloide.

3. Campanula lamifolia. In der Epidermis der Fruchtknotenwand einer jungen Frucht fand ich vereinzelt kleine in die Länge gestreckte Kristalloide. In der Wandung einer nahezu reifen Kapsel fehlten dieselben sogar gänzlich.

4. Campanula gummifera. Vereinzelte sehr zarte nadelförmige Kristalloide in der Epidermis der Fruchtknotenwandung."

Auch in den Phyteuma-Arten hat Zimmermann (1893, S. 127) Zellkern-Eiweißkristalle beobachtet. Er sagt:

„1. Phyteuma spicatum. a) Fruchtknoten. In der Epidermis und teilweise auch in der subepidermalen Schicht große nadelförmige Kristalle innerhalb der Kerne. b) Blatt. Keine Kristalloide beobachtet.

2. Phyteuma orbiculare. Fruchtknoten. Ebenfalls in der äußeren Epidermis und stellenweise auch in der darunter gelegenen Schicht große langgestreckte, zum Teil gekrümmte Kristalloide.

Keine Kristalloide fand ich dahingegen bei Specularia speculum, Canaria campanula und Musschia Wollastoni. Von der ersteren Art wurden Blatt und Fruchtknoten, von den beiden anderen nur das Blatt untersucht."

Ich habe die Zellkerne von Campanula trachelium, vorzüglich diejenigen der Fruchtknotenepidermis dieser Pflanze untersucht. Es kam mir vorzüglich darauf an, festzustellen, ob die in ihnen vorkommenden Kristalle und rundlichen Körper wirklich Eiweißkristalle sind und wie weit sie untereinander gleichwertig oder verschieden sind. Zimmermann (S. 79) bezeichnet in der Erklärung der Abbildungen 21 bis 24 die nicht durch Säurefuchsin rot gefärbten, relativ großen rundlichen Gebilde als Nukleolen, alles was sich rot färbte als Eiweißkristalle. Danach fänden sich in den in Fig. 21 und 22 abgebildeten Zellkernen neben einem Eiweißkristall zwei relativ große Nukleolen. Es lag der Verdacht nahe, daß die ungefärbten rundlichen Gebilde durch zu starke Differenzierung entfärbte rundliche Eiweißkristalle seien.

Zimmermann fand Eiweißkristalle in der Epidermis der Fruchtknotenwand, der unreifen Frucht und der Laubblätter sowie in dem Holz- und Rindenparenchym der Wurzel. Ich sah sie auch in der Epidermis der Kelchzipfel, der Blumenkronenröhre und der Achse der blühenden Pflanze.

In intakten Präparaten waren die Kristalle, selbst die feinsten nadelförmigen, niemals so wellig gebogen wie es Zimmermann angibt, sie waren allermeist völlig gerade, selten etwas gekrümmt (Fig. 27 a). Jedoch traten in absterbenden Zellen, in denen sich die immer in der Richtung der Längsachse der Kristalle gestreckten Kerne kontrahierten, Krümmungen zarter nadelförmiger Kristalle ein, die bis zur Spiral- oder Kreiskrümmung der Kristalle fortschreiten konnten. Es machte den Eindruck, als würden die Kristalle durch die Kontraktion der Kernmembran gebogen.

Genauer habe ich die Zellkerne der Fruchtknotenepidermis eben aufgeblühter Blüten untersucht. Prüft man sie in lebenden, in Wasser liegenden Tangentialschnitten, so findet man in ihnen zuerst einen (sehr selten 2) beiderseits zugespitzten nadelförmigen bis wetzsteinförmigen (Fig. 27 *d, a, b, c*) oder auch kurz stabförmigen, mit abgerundeten Enden versehenen Kristall (Fig. 27 *e*), den ich gleich als Eiweißkristall bezeichnen will. Ferner findet man neben diesen 1 bis 4 rundliche Gebilde, meist verschiedener Größe (Fig. 27 *e, a, b,*). Manchmal sind 1 bis 3 miteinander verschmolzen (Fig. 27 *c*). Es ist nicht immer möglich, alle runden Gebilde in den Kernen klar zu sehen, weil sich die ergastischen Gebilde manchmal etwas gegenseitig verdecken. In einem Fall fand ich neben diesen im

Zellkern liegenden Einschlüssen auch je einen, anscheinend in der Zellsaftvakuole liegenden Kristall, welcher vielleicht auch ein Eiweißkristall war (Fig. 27 *d**).

Die rundlichen Gebilde treten in lebenden Präparaten meist etwas weniger scharf hervor als die Kristalle der Zellkerne, werden aber bei Zusatz von Pikrinsäure stärker lichtbrechend und deutlich.

Die mikrochemische Untersuchung habe ich teilweise an lebenden Tangentialschnitten des Fruchtknotens, teilweise an derartigen Schnitten, welche einen Tag in Alkohol von 95 % fixiert und gehärtet worden waren, vorgenommen. Zur Beobachtung der Färbungen benutzte ich das sich für diesen Zweck vorzüglich eignende System 1/7″ mit dem Kompensationsokular 12 (von Zeiß in Jena).

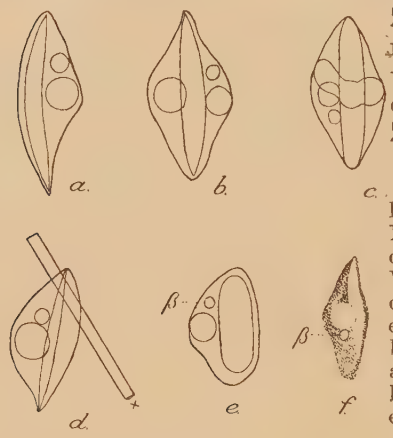


Fig. 27. Zellkerne aus der Fruchtknotenepidermis von Campanula trachelium. *a* bis *e* Kerne aus lebenden Zellen, welche Eiweißkristalle und rundliche Gebilde zeigen, von denen die größeren wesentlich identisch mit den Kristallen sind. Das mit *β* bezeichnete Gebilde ist vermutlich ein Nukleolus. *a* ist ein neben dem Zellkern liegender Kristall. *f* stellt die Reste eines mit Pepsin behandelten Zellkerns dar, in dem ein kleiner, runder Körper erhalten ist, der vermutlich ein Nukleolus ist. 900fach vergrößert.

Reaktion Bi. Biuretreaktion.

Alkoholmaterial. Gesättigte Kupfersulfatlösung verändert nach 15 Minuten nicht. Nach Zusatz von gesättigter Kalilauge wurde der Kristall vakuolig und schwach violett. Von den Rundkörpern (wie ich die neben dem Kristall im Zellkern vorkommenden ergastischen Gebilde hier der Kürze halber bezeichnen will), waren die größten sicher auch violett gefärbt, während bei den kleineren die Färbung nicht mehr sicher zu erkennen war.

Reaktion K. Koagulation.

Lebendes Material. Nach dem Kochen mit 1proz. Essigsäure waren Eiweißkristall und Rundkörper erhalten, meist aber feinvakuolig geworden.

Reaktion X. Xanthoproteinreaktion.

Lebende Zelle. Der Eiweißkristall und ein großer Rundkörper quollen stark auf, schrumpften dann aber sofort wieder zu einer unregelmäßigen Masse zusammen. Nach einiger Zeit waren beide Gebilde gelb gefärbt.

Alkoholmaterial. Die durch ungünstige Fixierung fein vakuolig gewordenen 1 bis 3 größeren Rundkörper waren ebenso deutlich gelb gefärbt, wie die meist völlig homogen gebliebenen Eiweißkristalle.

Reaktion M. Millon's Reaktion.

Alkoholmaterial. Alle Gebilde, welche sichtbar waren, färbten sich orange.

Lebendes Material. Bei Zusatz des Reagens schnelles Aufquellen und darauffolgendes Zusammenfallen des Eiweißkristalls und des großen Rundkörpers des beobachteten Kerns unter schwacher Orangefärbung.

Reaktion A. Aldehydreaktion.

Alkoholmaterial. Einen Eiweißkristall und zwei Rundkörper sah ich in dem beobachteten Kern deutlich violett werden.

Reaktion F. Ferrozyankaliumreaktion.

Alkoholmaterial. Schnitte 12 Stunden in die Blutlaugensalzlösung gelegt, dann gut (24 Stunden) mit 60proz. Alkohol ausgewaschen und in Eisenchloridlösung gelegt. Die Kristalle und hier und da ein relativ kleiner Rundkörper waren gut erhalten, die größeren Rundkörper meist porös geworden. Eiweißkristalle und größere Rundkörper hellblau.

Reaktion J. Jodkalium.

Lebendes Material. Die Eiweißkristalle und alle Rundkörper sind relativ stark lichtbrechend und braun. Die Leukoplasten, welche um den Zellkern herumlagen, färbten sich wegen des Stärkegehaltes blau.

Reaktion P. Pikrinsäurereaktion.

Lebendes Material. Rundkörper und Eiweißkristall treten scharf hervor und färben sich gelb. Beim längeren Liegen der Präparate in Pikrinsäure werden Eiweißkristalle und Rundkörper etwas vakuolig. Beim Auswaschen der Präparate mit Alkohol hält sich die gelbe Färbung relativ lange.

Reaktion PE. Pepsinreaktion.

Alkoholmaterial. Nach 4 Stunden waren Kristalle und die Rundkörper bis auf einen kleinen gelöst, welcher relativ stark lichtbrechend war. (Fig. 27f.).

Lösungs- und Quellungsmittel.

Kalilauge.

Lebendes Material. Es wurde zuerst Jodlösung zugesetzt und eine Zelle beobachtet, in welcher ein Eiweißkristall und ein Rundkörper zu sehen waren. Beide wurden nach Zusatz 33proz. Kalilauge sofort gelöst.

Ammoniak, 10proz.

Lebendes Präparat mit Pikrinsäure fixiert, diese abgesaugt und durch Ammoniak ersetzt. Es quollen die Eiweißkristalle, stärker die Rundkörper, alle traten aber nach Zusatz von 3proz. Essigsäure wieder hervor.

3proz., mit Methylgrün schwach gefärbte Essigsäure.

Lebende Zelle. In dem beobachteten Kern verquollen die Eiweißkristalle langsam, die 2 Rundkörper schnell und stark. Ein kleiner Rundkörper blieb unverquollen zurück.

Alkoholmaterial.

Alle Gebilde blieben unverändert.

Salzsäure, 25proz.

Lebendes Präparat. Alle Einschlüsse verquellen, bleiben aber als zusammengeschmolzene, vakuolige Masse liegen.

Alkoholmaterial. Eiweißkristalle und große Rundkörper, die ich beobachtete, quollen, ohne ihre Gestalt zu verlieren und lösten sich innerhalb 10 Minuten nicht.

Doppelbrechung.

Die Eiweißkristalle zeigen gerade Auslöschung. Die großen Rundkörper Doppelbrechung.

Farbstoffe.

Säurefuchsin ZIMMERMANN (SfZ.).

Wie aus ZIMMERMANN's Angaben hervorgeht (1893, Taf. II, Fig. 21—24), färben sich Kristalle und Rundkörper. Wie aus den Bildern zu schließen, entfärben sich die Rundkörper leichter als die Eiweißkristalle.

Ponceau 6 R.

Setzt man dem lebenden Präparat Lösung hinzu, so färben sich die Eiweißkristalle vor dem Absterben der Zelle rötlich. In Alkoholmaterial färben sich Eiweißkristalle und Rundkörper.

Nach den Reaktionen der Einschlüsse der Zellkerne können wir annehmen, daß dreierlei Gebilde unter ihnen zu unterscheiden sind. Zuerst die allermeist in der Einzahl in jedem Kern vorkommenden deutlich ausgebildeten Kristalle. Sie bestehen sicher aus einem Eiweißkörper, welcher von Pepsin leicht angegriffen wird und die Tyrosin- und Skatolgruppe enthält. Zweitens finden sich in den Kernen je ein bis drei relativ große, meist einzeln liegende, rundliche Gebilde, welche aus dem gleichen Eiweißkörper zu bestehen scheinen wie die Kristalle, aber etwas leichter quellbar zu sein scheinen, was nur eine Folge ihrer physikalischen Struktur sein kann. Sie sind anscheinend abgerundete Kristalle. Bei manchen Kristallen sieht man eine Abrundung auch an den Ecken eintreten (Fig. 27 *e*). Zuletzt scheint in den Kernen ein bei allen Kernen ungefähr gleichmäßig großer, relativ kleiner rundlicher Körper

vorzukommen, welcher im lebenden Kern durch 3 %ige Essigsäure nicht verquillt und von Pepsin in 4 Stunden nicht angegriffen wird, der vielleicht als Nukleolus bezeichnet werden dürfte.

Die Eiweißkristalle der Trophoplasten.

Die erste Abbildung der Eiweißkristalle der Trophoplasten der Angiospermen gibt wohl Gris (1857, S. 195), der jedoch über ihre Natur völlig im unklaren bleibt. Die klare Erkenntnis, daß es sich bei den in Rede stehenden Gebilden um normale Eiweißkristalle handele, rührt von mir her (1882, 1883).

Literatur: A. F. W. Schimper (1880), A. F. W. Schimper (1882), Arthur Meyer (1882), Arthur Meyer (1883), A. F. W. Schimper (1883 und 1883a), Arthur Meyer (1883a), A. F. W. Schimper (1885), Eberdt (1891), Stock (1892, S. 218), Binz (1892, Fig. 40 und 41), Zimmermann (1893, S. 143), Heinricher (1900), Molisch (1901).

Es wird zur Klärung der Anschauung über die ergastischen Gebilde beitragen, wenn ich den Streit über die Natur der Eiweißkristalle zwischen Schimper und mir hier wiedergebe, da es sich um die Frage handelt, ob die Eiweißkristalle von Phajus usw. ergastische oder alloplasmatische Gebilde sind.

Schimper hat angenommen die Eiweißkristalle seien Trophoplasten. Er sagt von den bei Phajus vorkommenden Eiweißkristallen zuerst (1880, S. 889): „Diese Stäbchen stimmen in ihren Reaktionen mit den Stärkebildnern (Leukoplasten) überein und erweisen sich in der Tat bei der Untersuchung der Entwicklungsgeschichte als solche“. Dagegen nennt er S. 902 in der Beschreibung seiner Fig. 50 die in den Autoplasten von Canna liegenden eckigen Gebilde Kristalloide. Er sagt dann ferner (1882, S. 176): „In sehr vielen Fällen besitzen diese passiven Plastiden Gestalten, welche mehr oder weniger vollkommen mit Kristallformen übereinstimmen, sie sind gleichzeitig doppelbrechend.“ Er führt unter diesen Trophoplasten Farbstoffkristalle der Mohrrübe und die Kristalle von Phajus auf, welche er als kristallähnliche Leukoplastiden bezeichnet und sagt auf S. 178: „Sie sind bis jetzt das einzige Beispiel organisierter, aus lebensfähigem Plasma bestehender Kristalle“.

Ich veröffentlichte darauf eine Mitteilung aus einer Arbeit (Das Chlorophyllkorn), von welcher ich angebe, daß ihr erster Teil schon im Juni 1882 der Redaktion der Botanischen Zeitung vorgelegen habe, während die ganze im August fertig gewordene Arbeit bei Arthur Felix erscheinen werde. In dieser Mitteilung betone ich, daß die Farbstoffkristalle (Mohrrübe usw.) und die Eiweißkristalle (Phajus usw.) ganz normale Kristalle seien. Ich sage S. 324: „Die von Schimper für Stärkebildner gehaltenen farblosen Spindeln von Phajus sind solche Kristalloide, die denen analog sind, welche in den Anaplasten von Canna vorkommen, und die an den sehr kleinen Anaplasten (Leukoplasten) von Phajus und Acanthephippium wachsen“.

In meiner mit der Jahreszahl 1883 erschienenen Arbeit, auf welche sich die vorige Mitteilung bezieht, suche ich nun genauer zu zeigen, daß meine Auffassung der Verhältnisse die richtigere sei, indem ich mich auf Schimper's Arbeit von 1880 beziehe.

Ich sage S. 37: „Nach Schimper's Angaben (1880, S. 890) zu urteilen, läge für die Trophoplasten von Phajus grandifolius, mit

denen diejenigen von Acanthephippium silhetense fast völlig übereinstimmen, ein sehr merkwürdiger Fall einer abnormen Metamorphose der im vorigen Kapitel ausführlich beschriebenen, normal gebauten Autoplasten zu eigentümlichen spindelförmigen oder stabförmigen Anaplasten vor. Schimper nimmt an, daß die spindelförmigen Körper, welche schon in den jüngsten Zuständen der Zelle zu finden sind und mit den Stärkekörnern zugleich an Größe zunehmen (Schimper 1880, S. 891), Stärkebildner, also Leukoplasten sind (S. 889). Diese spindelförmigen Leukoplasten erscheinen nach Schimper an der an das Stärkekorn angrenzenden „Schicht" „zarter und mehr oder weniger gequollen", sie werden nach und nach weniger dicht und beständig, dann auf etwas gequollenen Schleim reduziert und verschwinden schließlich. Wenn man diese Anaplasten beleuchtet, so gehen dieselben in stabförmige Chlorophyllkörner über (Schimper 1880, Tf. 13, Fig. 42); sind sie schon auf etwas Schleim reduziert, so nimmt dieser eine grüne Farbe an, und in den Rindenzellen der Knolle von Phajus findet nur eine partielle Umwandlung der Leukoplasten zu Chlorophyllkörnern statt, indem derjenige Teil der Leukoplasten, welchem das hier immer sehr kleine Stärkekorn aufsitzt, zu einem längeren Chlorophyllklümpchen wird.

Wie gesagt, lägen hier, wenn Schimper's Auffassung, daß die Spindeln selbst die Trophoplasten sind, richtig wäre, sehr eigentümliche Verhältnisse vor; aber es stellt sich bei sorgfältiger Untersuchung der Tatsachen heraus, daß eine andere Anschauung über die Natur der Spindeln viel näher liegt und den Tatsachen ihre Abnormität raubt.

Betrachten wir, um uns über die in Rede stehenden Verhältnisse klar zu werden, die Tatsachen, wie ich sie bezüglich der Trophoplasten von Phajus und Acanthephippium beobachtete, einmal etwas genauer.

In einem 3 cm langen, jungen Laubblatt sah ich in den Parenchymzellen die schon grünen Trophoplasten mit solchen farblosen Spindeln versehen, welche Schimper als Stärkebildner bezeichnet und nur an seinen farblosen und ergrünten Stärkebildnern beobachtet hat. Diese Spindeln waren auch noch in einem 3 cm langen, schön grünen Laubblatt zu finden, dessen unterer Teil noch von den älteren Blättern umschlossen war. Fig. 38 stellt die Autoplasten dieser Blätter mit den daran sitzenden farblosen Spindeln dar.

In völlig ausgebildeten Blättern fand ich bei Phajus die Spindeln nicht mehr; dagegen gelang es mir (1. April) an vielen erwachsenen Autoplasten der Parenchymzellen völlig entwickelter Laubblätter von Acanthephippium silhetense gut ausgebildete Spindeln aufzufinden. Auch in den hellgrünen Schuppenblättern der Laubknospen und des Blütenstandes von Phajus fand ich die dunkelgrünen Trophoplasten der Parenchymzellen mit farblosen Spindeln versehen, welche hier schon über die Autoplasten hinüberragten.

In den Epidermiszellen der erwachsenen Laubblätter sind die Trophoplasten meist viel kleiner als diejenigen des Blattparen-

chyms, mehr oder weniger, aber stets sehr schwach grün, rund oder selten etwas gestreckt. Spindeln fand ich nur in einem Falle in sehr rudimentärer Form. Diese Trophoplasten gleichen in ihren Reaktionen den Autoplasten im allgemeinen, wenn man berücksichtigt, daß sie sehr wenig Chlorophyll enthalten. Ganz wie diese reduzierten Autoplasten verhalten sich die fast farblosen Massen, welche als schwer erkennbare Anhängsel an den langen nadelartigen, farblosen Spindeln der Epidermiszellen der Knolle von Phajus sitzen.

Eine ganz ähnliche, aber völlig farblose Masse sitzt an den farblosen Spindeln, welche im Parenchym der Knolle liegen. Hier kann man diese, den fast farblosen Trophoplasten der Epidermis ähnlichen, körnigen Massen relativ leicht beobachten, wenn man die Schnitte der Knolle in Überosmiumsäure einträgt. An dieser Masse wachsen stets die Stärkekörner, und sie ist es, welche Schimper mit Jod nachgewiesen hat, welche er in Fig. 41 abbildet, und welche er als eine mehr oder weniger gequollene Schicht des Stärkebildners bezeichnet (1880, S. 890). Ich habe diese farblose Masse nur in Verbindung mit Spindeln gefunden, niemals ohne diese, doch geht aus Schimper's Angabe, daß die spindelförmigen Stärkebildner zu etwas farblosem Schleim reduziert werden können, welcher zu ergrünen vermag (S. 895), hervor, daß er diese Masse ohne Spindel gesehen hat.

Fassen wir nun diese farblose Masse, welche nie zu fehlen scheint, wo Stärkekörner oder Spindeln in einer Zelle vorkommen, als den eigentlichen Trophoplasten auf, an dem sowohl Stärkekorn als Spindel wachsen, und welcher allein ergrünen kann, so finden wir plötzlich alle Tatsachen in sehr einfacher Übereinstimmung mit allem, was wir bisher über die Trophoplasten kennen gelernt haben, alles abnorme, was Schimper's Auffassung den Tatsachen aufbürdet, schwindet sofort und überall treten Analogien mit Bekanntem leicht und scharf hervor.

Ebenso wie wir in jungen Zellen oft große Stärkekörner antreffen, an denen die jungen Trophoplasten häufig kaum zu erkennen sind, treten dann bei Phajus die schon in sehr jungen Stadien an den Trophoplasten wachsenden Spindeln hervor und verdecken den ersteren. Dann wachsen auch Stärkekörner an den Trophoplasten neben den Spindeln und nun bilden sich entweder Spindeln und Stärkekörner ziemlich gleichmäßig oder auch ungleichmäßig aus, oder eines der Anhängsel der Trophoplasten wird völlig gelöst oder auch beide verschwinden. Die Spindeln können dann auch ungelöst bleiben, wenn der Trophoplast ein Autoplast im Parenchym des Laubblattes wird, und wenn er aus Produkten der assimilierenden Tätigkeit der Blattparenchymzellen Stärkekörner bildet, oder sie können in einem gewissen Stadium der Entwicklung des Autoplasten gelöst werden, wie es ja auch mit der Stärke geschieht, welche in den Trophoplasten junger Laubblätter häufig als Reservematerial aufgespeichert vorkommt. Gegen diese Auffassung scheint nur die Angabe Schimper's zu sprechen, daß die Spindeln ergrünender Knollen in gestreckte Autoplasten übergehen. Aber man überzeugt sich leicht, sowohl bei Phajus als bei Acanthephippium, daß von

einer Umwandlung der Spindeln oder Stäbchen in Chlorophyllkörner gar nicht die Rede sein kann, da man diese Stäbchen oder Spindeln, solange der Autoplast selbst stabförmig ist, immer in den letzteren nachweisen kann. In den gestreckten Autoplasten halb eingeschlossen oder ihnen anliegend findet man kristallnadelähnliche Gebilde, welche allerdings häufig vom Trophoplasten verdeckt sind, jedoch sofort zum Vorschein kommen, wenn man Wasser auf die Autoplasten einwirken läßt, da dann der kristallähnliche farblose Körper zuerst quillt und das Chlorophyllkorn auseinanderdrängt.

Als was soll man nun aber bei dieser Anschauung die farblosen Spindeln oder Stäbchen betrachten, die an den kleinen Trophoplasten wachsen?

Wir sahen, daß bei Canna gigantea innerhalb der Anaplasten unzweifelhafte Kristalloide entstehen, welche wie die Spindeln und Stäbchen von Phajus und Acanthephippium ebenfalls unter gewissen Verhältnissen gelöst werden, überhaupt bezüglich ihres Vorkommens, Entstehens und Vergehens manche Analogie mit den Spindeln zeigen. Es liegt daher sehr nahe, anzunehmen, daß die Spindeln und Stäbchen der beiden Orchideen ähnliche Gebilde, d. h. Kristalloide irgend einer unbekannten Substanz sind. Untersucht man die Spindeln und Stäbchen daraufhin genauer, so findet man vieles, was diese Ansicht zu befestigen im Stande ist. Zuerst spricht für dieselbe die Form der Gebilde. An großen Exemplaren derselben bemerkt man häufig scharfe und gerade Kanten, welche der Längsachse des Körpers parallel laufen, die sehr für die Kristalloidnatur sprechen; aber auch die Spindelform, wie sie Fig. 41 und 39 zeigen, ist noch im Einklang mit der Ansicht, daß hier Kristalloide vorliegen, da wir ja auch mikroskopischen Kristallen mit gebogenen Flächen sehr häufig begegnen, welche in ihrem Aussehen ganz mit vielen Spindeln übereinstimmen. Z. B. sind ja wohl jedem die Harnsäurekristalle in Erinnerung, die sehr gern in solchen wetzsteinförmigen Formen auftreten oder die Kristalle der Abietinsäure. Ich habe übrigens auch in den Sekreten verschiedener Rußarten Kristalle ähnlicher Form nachgewiesen. Auch die Reaktionen der Gebilde sprechen dafür, daß letztere Kristalloide und keine Trophoplasten sind.

Die vollkommen homogenen Spindeln von Acanthephippium verquellen in Wasser, zerfließen dann zu einer stark lichtbrechenden Flüssigkeit, die eine Vakuole in dem Protoplasma erzeugt, und lösen sich dann völlig. Chloralhydratlösung löst die Gebilde vollständig. Alkohol löst sie nicht und macht sie nicht vakuolig. Sie werden durch die Alkoholbehandlung gegen Wasser unempfindlich, doch werden sie dann von kalter verdünnter Kalilauge noch leicht gelöst. Durch Quecksilberchlorid enthaltenden Alkohol werden sie ebenfalls nicht in sichtbarer Weise verändert, lösen sich aber nach der Behandlung mit diesem Reagens nicht mehr im Wasser, wenn die Einwirkung des Reagens einige Tage gewährt hat, nicht mehr in kalter Kalilauge, wohl aber in siedender.

Wir sind also wohl berechtigt, die Gebilde als Kristalloide zu bezeichnen. Vielleicht können wir annehmen, daß dieselben zu

der Gruppe der Proteinkristalloide gehören, doch müßte diese Vermutung erst durch eine genauere Untersuchung geprüft werden."

Schimper verändert nun in seinen weiteren Arbeiten zwar seine Ausdrucksweise etwas, bleibt aber doch im wesentlichen bei der Meinung, daß, wie wir sagen können, die in Rede stehenden Eiweißkristalle alloplasmatischer Natur seien.

In seiner Arbeit von 1883 spricht er von kristallähnlicher Gestalt der Trophoplasten und der Umwandlung der Spindeln in formlose Substanz der Trophoplasten (S. 130). Und im Nachtrag zu dieser Arbeit (1883a) sagt er S. 153: „Im vorigen habe ich mehrfach auf die Ähnlichkeit der Gestalt vieler Plastiden mit Kristallformen hingewiesen und betont, daß ihr Zustandekommen an ähnliche Bedingungen wie die Kristallisation gebunden ist; nur ruhende Plastiden und Teile von Plastiden nämlich kommen in solchen Formen vor. Ich war zwar schon damals von der Kristallnatur der Spindeln, Dreiecke und Stäbchen, welche ich in meinem Aufsatz eingehend beschreibe, überzeugt, habe es jedoch vorgezogen, diese Ansicht zunächst noch an einer größeren Anzahl von Objekten zu prüfen. Das ist auch seitdem geschehen, und ich habe bereits in einer kurzen Notiz (Bot. Zentralbl. 1882, Nr. 44) einige Resultate meiner diesbezüglichen Untersuchungen mitgeteilt. Daß diese Ansicht berechtigt ist, geht auch aus dem Umstande hervor, daß Herr Hofrat Strasburger, ganz unabhängig von mir, zu ähnlichen Schlüssen gelangt ist, und daß Herr A. Meyer sich ebenfalls in einer soeben veröffentlichten Mitteilung (Bot. Centralbl. 1882, Nr. 47) für die Kristallnatur dieser Gebilde ausgesprochen hat. Er fährt dann S. 154 fort: „Das Eiweiß zahlreicher Plastiden, welche den drei von mir unterschiedenen Arten dieser Gebilde angehören, tritt in der lebenden Zelle teilweise oder ganz, vorübergehend oder dauernd, aus dem lebenden in den kristallisierten Zustand über. I. Leukoplastiden. Das Eiweiß der Leukoplastiden kristallisiert verhältnismäßig selten; — — —."

Diese Ausdrucksweise könnte so gedeutet werden, als meine Schimper jetzt, ähnlich wie ich, das Eiweiß läge als toter chemischer Stoff im Plasma des Trophoplasten und träte nur heraus als solcher, um zu kristallisieren. Das ist aber sicher seine Meinung nicht, sondern er denkt doch an eine Verwandlung des lebenden Eiweißes in Kristalle, d. h. der ganzen ungefärbten Masse der Trophoplasten.

So bekämpfte ich denn auch (1883a, S. 492 und 491) die Anschauung Schimpers, daß die Eiweißkristalle der Trophoplasten durch Umwandlung der Trophoplasten entständen, und betone nochmals, daß sie genau so an den Trophoplasten wachsen wie die Stärkekörner.

In seiner Arbeit 1885 nähert er sich meiner Anschauung kaum mehr. Er sagt S. 86: „Was nun die Proteinkristalle der höheren Pflanzen betrifft, so habe ich über deren Bedeutung früher bereits eine Ansicht ausgesprochen, in welcher ich durch meine neueren Untersuchungen nur gestärkt worden bin. Daraus nämlich, daß sie in den meisten Fällen in stärkefreien Chromatophoren vorkommen, welche gar keine oder nur eine sehr schwache

Aktivität aufweisen, daraus, daß sie in stärkeerzeugenden Chromatophoren schließlich verschwinden, glaubte ich annehmen zu können, daß sie aus einem transitorisch oder dauernd in den Reservezustand übergegangenen Teil des Eiweißes derselben bestehen, welcher sich sehr wenig vom aktiven unterscheidet und später auch wieder in solches umgewandelt werden kann.“

Zum Schluß will ich noch die ebenso unrichtige Anschauung von Eberdt (1891) erwähnen, der S. 323 sagt: „Das von Schimper für den Stärkebildner gehaltene Stäbchen ist nichts als eine Modifikation des Protoplasmas, welches Nährstoffe in besonderer Konzentration enthält, die nach und nach durch das dasselbe einhüllende Plasma zu Stärke umgesetzt werden.“

Beispiele für Eiweißkristalle der Trophoplasten der Angiospermen.

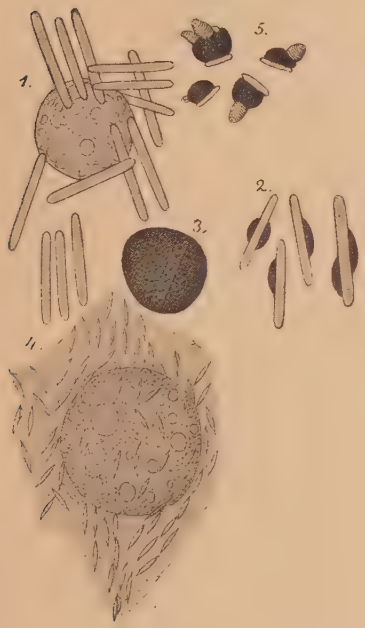


Fig. 28. Eiweißkristalle von Phajus grandifolius. 1. Leukoplasten mit stabförmigen Eiweißkristallen aus der Epidermis der Knolle. 2. Chloroplast mit Eiweißkristall aus der Außenrinde der Knolle. 3. Chloroplast mit Kristall aus der Rinde der Knolle. 4. Zellkern mit Leukoplasten, welche einen spindelförmigen Eiweißkristall enthalten; Parenchym der Wurzel. 5. Chloroplasten mit Eiweißkristall und Stärkekörnern, aus der ergrünten Wurzel. Figur nach Schimper, 1885, Taf. III, 1 bis 6.

Fig. 29. Chloroplasten mit großen Eiweißkristallen aus der Epidermis einer alten oberirdischen Achse von Cerinthe glabra. Fig. nach Schimper, 1885, Taf. III, Fig. 11.

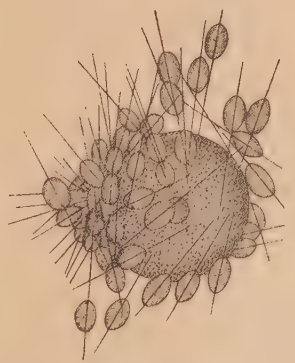


Fig. 30. Zellkern umgeben von Eiweißkristalle führenden Leukoplasten, aus der Mitte der oberirdischen Achse von Neottia nidus avis. Fig. nach Schimper, 1885, Taf. III, Fig. 15.

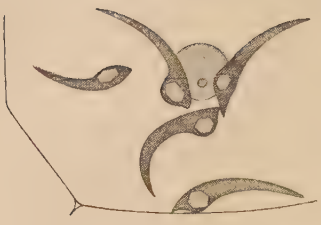


Fig. 31. Chloroplasten mit Eiweißkristallen und Zellkern, aus einer Zelle der Innenrinde des ergrünten Rhizoms von Canna gigantea. Fig. nach Schimper 1880, Taf. XIII, Fig. 50.

Fig. 32. Eiweißkristalle führende Trophoplasten und Zellkern aus der farblosen Epidermis der Knolle von Phajus grandifolius; *c* Trophoplast, *s* Kristall. Nach Arthur Meyer 1883, Fig. 41.

Bei der Orchidee Phajus grandifolius finden sich Eiweißkristalle in den Leukoplasten der Wurzel, Knolle, Blumenkrone (Meyer 1883, S. 40) und den Autoplasten der jungen Laubblätter und Niederblätter (Meyer 1883, S. 38) sowie der grünen Knolle.

In der Nähe des Vegetationspunktes der Wurzel findet man die Kristalle spindelförmig, zugespitzt; die Hauptmasse des Leukoplasten sitzt dem Kristall seitlich an (Fig. 28, 4). In älteren Wurzelteilen wachsen neben dem einen Kristall jedes Leukoplasten meist Stärkekörner in den Leukoplasten. Ergrünen die Wurzeln, so wachsen die Trophoplasten heran und ergrünen, und neben dem Kristall treten Stärkekörner auf (Fig. 28, 5).

In der farblosen Epidermis der grünen Knolle sind die Kristalle größer als in der Wurzel, besitzen mehr abgestumpfte Enden und tragen die Hauptmasse der Leukoplasten seitlich (Fig. 28, 1). In den äußeren Parenchymschichten der Knolle liegen die Eiweißkristalle tief in der Masse der großen Autoplasten (Fig. 28, 3), in den inneren Parenchymschichten sitzt die Hauptmasse der kleineren Autoplasten meist den Kristallen seitlich an (Fig. 28, 2).

Wie wir gesehen haben, wächst an jedem Trophoplasten in den allermeisten Fällen nur ein Kristall; nur einmal hat Schimper (1885 a, S. 70) zwei Kristalle in einem Trophoplasten gefunden.

Die in Fig. 29 abgebildeten Eiweißkristalle von Cerinthe glabra (Borraginee) fand Schimper im Herbst in Autoplasten alter Achsen. Die Substanz des Autoplasten überzog entweder den Kristall gleichmäßig oder war auch zuweilen in der Mitte des Kristalls eingeschnürt.

Neottia nidus avis (Schimper 1885 a, S. 118) enthielt in den Leukoplasten der unterirdischen Achsen, der Plazenten und der Samenanlagen und in den braunen Chromoplasten des mittleren und oberen Teils der oberirdischen Achse, der Perigonblätter und der Perikarpwand lange nadelförmige Kristalle. In Fig. 30 sind die Eiweißkristalle aus der Mitte der oberirdischen Achse abgebildet. Die Eiweißkristalle sind im Wasser löslich und deshalb empfindlich. In jedem Trophoplasten wird nicht mehr als ein Kristall gebildet.

In Fig. 31 sind Eiweißkristalle, welche in Chloroplasten eines ergrünten Rhizoms von Canna gigantea gewachsen sind, abgebildet. Die eigenartige Gestalt der Trophoplasten ist durch vorher in ihnen gewachsene Stärkekörner und durch das Wachstum der Eiweißkristalle zustande gekommen. Die Eiweißkristalle, welche in den Trophoplasten von Canna wachsen, sind entweder kleine, nach einer Fläche abgeflachte Oktaeder, seltener Würfel, anderseits äußerst zarte, oft schwer sichtbare, lange Nadeln (Schimper 1885a, S. 71).

β) Eiweißkristalle der Gymnospermen.

Literatur über die Eiweißkristalle der Gymnospermen.

Angaben über das Vorkommen von Eiweißkristallen in den Aleuronkörnern der Gymnospermen findet man bei Vines (1881, S. 63) und bei Lüdtke (1891).

Eine Angabe von Warming (K. D. Vidensk. Selsk. Oversigt, 1879, S. 83) scheint mir darauf hinzudeuten, daß bei manchen Zykadeen Eiweißkristalle in den Leukoplasten vorkommen (siehe Arthur Meyer 1883, S. 494).

Höhnel (1881, S. 588) fand in dem in einer Zytoplasmavakuole entstandenen Schleim der Schleimschläuche von Abies pectinata und Nordmanniana Drusen blättchenförmiger Kristalle, welche „alle Eiweißreaktionen" gaben, Jod und Farbstoffe speicherten, sich aber weder in Ammoniak noch in Mineralsäuren lösten. Es ist also fraglich, ob die Kristalle aus Eiweißkörpern bestanden.

γ) Eiweißkristalle der Pteridophyten.

Literatur über die Eiweißkristalle der Pteridophyten.

Kraus (1872) beschreibt für die Blattepidermis von Polypodium ireoides 6 bis 12 μ große Eiweißkristalle, von denen er dahingestellt läßt, ob sie dem rhomboedrischen oder tesseralen System zugehören. Er fand sie manchmal schwach doppelbrechend. Die sich mit Jod färbenden Kristalle lösen sich nicht in kaltem Wasser, wohl aber in kochendem, in Mineralsäuren, Essigsäure und verdünnter Kalilauge.

Zimmermann (1893) wies Eiweißkristalle in neun verschiedenen Gattungen der Polypodiazeen, ferner bei je einer Art der Schizaeazeen, Zyatheazeen, Parkeriazeen durch Färbung nach. Er machte Angaben über die Entwicklung der Eiweißkristalle der Farne (S. 67) und fand, daß die Eiweißkristalle von Polypodium ireoides in Zellsaftvakuolen liegen.

Poirault (1893) fand Zellkerneiweißkristalle nach der Fuchsinmethode Zimmermann's in 19 Polypodiazeen, bei Ceratopteris, einer Schizaeazee und einer Zyatheazee. Meist sind die Eiweißkristalle würfelförmig, bei Acrostichum flagelliferum nicht. Zytoplasmaeiweißkristalle findet er bei Blechnum brasiliense und bei Polystichum falcatum.

δ) Eiweißkristalle der Bryophyten.

Literatur über die Eiweißkristalle der Bryophyten.

Schmitz (1882, S. 41) sagt: „Nur in der einfachst organisierten Gruppe der Archegoniaten, den Anthoceroteen, enthalten die Zellen im Innern des einzelnen scheibenförmigen Chromatophors ein einzelnes kugelförmiges Pyrenoid mit dicker Stärkehülle (hier bei Anthoceros früher allgemein als Zellkern beschrieben)."

Scherrer (1914, S. 208) schreibt: „Das Pyrenoid besteht nicht aus einer einheitlichen, homogenen Masse, sondern aus einer großen Zahl dicht zusammenschließender Körner" (Fig. 44 und 47). Die Vermehrung des „Pyrenoids" geschieht nur durch Teilung. Die „Pyrenoide" sind färbbar durch Benda'sches Kristallviolett, Zimmermann's Säurefuchsin, Safranin, Eosin, am besten mit der Dreifarbenlösung, die sie rot färbt. Sie geben die Xanthoproteinreaktion, Millon's Reaktion, die Ferrozyankaliumreaktion, die Biuretreaktion. Natriumkarbonatlösung löst sie nicht.

ε) Die Eiweißkristalle der Algen.

Die Eiweißkristalle der Trophoplasten der Algen.

Literatur und Historisches.

Die Eiweißkristalle der Algen sind früher als Chlorophyllbläschen oder Chlorophyllkörner bezeichnet worden (Strasburger, Zellbildung und Zellteilung, III. Aufl., S. 179) oder als Vakuolen (Hofmeister, 1867, S. 370). Cohn (Beiträge zur Biologie der Pflanze, I, S. 109) hält die Pyrenoide für Kerne; Pringsheim (Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XII, S. 304) nennt das Pyrenoid „einen nukleolusähnlichen Kern".

Schmitz (1882) führt (S. 37) den Namen Pyrenoid für die Gebilde der Chromatophoren der Algen ein, „die gleichsam die Kerne der Chromatophoren darzustellen scheinen". Was er beschreibt, sind in den allermeisten Fällen sicher Eiweißkristalle gewesen. Er beobachtet zahlreiche Pyrenoide. Er findet, daß diese sich durch Neubildung (S. 105) oder durch Teilung (S. 90), die er jedoch nicht kontinuierlich beobachtete, vermehren können.

Ich vertrete (1883a, S. 492) die Ansicht, daß die Pyrenoide wie die Kristalloide von Phajus Eiweißkristalle seien, und suche sie durch die Vergleichung der mikrochemischen Eigenschaften beider, ferner durch Betonung der physikalischen und biologischen Eigenschaften der Pyrenoide zu stützen.

1884 (S. 131) stellte dagegen Schmitz die Hypothese auf, daß die Pyrenoide (d. h. das, was ich für Eiweißkristalle der Algen erklärte) ebenso wie die Eiweißkristalle der Angiospermen (S. 136) „Teile des Chromatophoren selbst, kleine Abschnitte desselben darstellen, in welchen eine besondere spezifische Pyrenoidsubstanz in mehr oder minder großer Menge abgelagert ist". Er findet auch in Übereinstimmung damit weder die Pyrenoide von Bangia nnd Cymbella, Urospora, Spirogyra im ungehärteten, noch die verschiedener anderer Algen im gehärteten Zustand doppelbrechend und kein Pyrenoid eckig (S. 135). 1885a referiert Schimper (S. 76) meine Ansicht, bezeichnet aber meine Gründe ganz ungerechtfertigter Weise als „ungenügend, teilweise ganz unrichtig". Er sagt: „Ferner gibt Meyer an, daß die Pyrenoide von Spirogyra eckig seien und gibt als Beleg dafür die Abbildung eines mit Blutlaugensalz und Eisenchlorid behandelten und dann in Chloralhydrat aufgequollenen Pyrenoids, dessen übrigens sehr unregelmäßig und undeutlich eckige Gestalt nach solcher Behandlung natürlich nicht mehr die ursprüngliche sein kann." Das ist nun aber ganz unrichtig. Ich sage nämlich S. 493: „Ich untersuchte die in Fig. 31 des umstehenden Holzschnittes nach Pikrinsäurematerial abgebildeten, meist eckigen, seltener rundlichen Pyrenoide von Spirogyra etwas näher —." Die Bilder der eckigen Pyrenoide sind von mir mit dem Zeichenprisma gemacht worden. Schimper selbst sieht sie auch eckig. Er sagt S. 81: „— ich fand bei einer Mougeotia vollständig nackte Pyrenoide von sechseckiger, wenn auch nicht immer sehr regelmäßiger Gestalt, und Ähnliches gilt von den Pyrenoiden von Ulothrix, Cladophora und Spirogyra majuscula." Ich sah die Pyrenoide meiner Spirogyra doppelbrechend; Schimper konnte keine Doppelbrechung erkennen. Ebenso ungerechtfertigt wie Schimper's Einwände ist seine Behauptung (S. 77): „Die Ansicht Meyer's, daß die Pyrenoide Kristalle seien — — scheint von ihm selbst seitdem aufgegeben worden zu sein — —." Ich habe zu dieser Behauptung niemals Veranlassung gegeben. Schimper kommt nun selbst zu folgendem Schluss (S. 77): „Ich muß jetzt also die Meyer'sche Ansicht für die von mir untersuchten Fälle als mindestens viel wahrscheinlicher als diejenige von Schmitz betrachten; es ist mir kaum zweifelhaft, daß die Pyrenoide von Bryopsis, Cladophora, Mougeotia, Ulothrix und wohl auch Spirogyra Kristalle seien und zwar von abgeplattet oktaedrischer Gestalt (z. B. o oder R oR), ähnlich wie die kleinen Kristalle in den Chromatophoren von Canna) und im Zytoplasma vieler Pflanzen." Schimper findet auch, daß sich die Pyrenoide von Bryopsis plumosa, von denen Schmitz behauptet, sie vermehrten sich durch Teilung, durch Neubildung vermehren.

1891 macht Klebhahn (S. 426) Angaben über die Teilung der Pyrenoide von Cosmarium, die er jedoch nicht an lebenden Objekten kontinuierlich beobachtet hat. 1892 stellt Zimmermann (S. 201) fest, daß sich die Pyrenoide gegen Säurefuchsin verhalten wie die Kristalloide der Trophoplasten.

Hieronymus (1892) hält es für sehr wahrscheinlich, daß die Pyrenoide von seiner Dicranochaete reniformis durch Neubildung entstehen. Er findet den eckigen Eiweißkristall von einer Hülle umgeben, welche nach der Lösung des Kristalls noch bleibt, dann aber auch schwinden soll. Er betrachtet die Hülle als das Organ, welches den als Reservestoff dienenden Kristall bildet (S. 360). Er nennt jedoch Kristall + Organ noch Pyrenoid.

Ich habe 1908 (Heinzerling 1908, S. 25) für die vermutlich auch sonst vorkommende Hülle der Eiweißkristalle der Chromatophoren, die wohl alloplasmatischer Natur sein könnte, den Namen „Pyrenoplast" vorgeschlagen. Es ist festzuhalten, daß, was gesehen worden ist, allermeist der Eiweißkristall war. Sehr interessant ist die Beobachtung, daß das „Pyrenoid" von Anthoceros aus zahlreichen Körnern besteht (Scherrer 1914). Hier liegt also wohl ein Pyrenoplast vor, welcher viele Eiweißkriställchen einschließt.

Weitere Literatur: O. Verton (1899), Klebs (1891, S. 1 und 13), Strasburger (1892, S. 47), Klebhahn (1892), Zimmermann (1894), Chemielewsky (1896), Chemielewsky (1899, S. 108), Chemielewsky (1904). Ferner für Diatomeen: Schmitz (1884, S. 40), Lauterborn (1896), Mitrophanow (1898), Karsten (1899), Heinzerling (1908, S. 23).

Die Eiweißkristalle des Zytoplasmas der Algen.

Literatur.

Über die Eiweißkristalle des Zytoplasmas der Algen haben Klein (1882) und Wakker (1888, S. 469) berichtet. Klein findet „Kristalloide" bei Florideen und Grünalgen. Leider sind von ihm die Kristalle meist nur an getrocknetem oder an Spiritusmaterial untersucht, worin sie ja nachträglich entstanden sein könnten. Bei den im lebenden Zytoplasma gefundenen Kristallen ist die mikrochemische Untersuchung meist unzureichend. Wakker beschreibt nur mikrochemische Reaktionen der im Zytoplasma liegenden Eiweißkristalle von Derbesia und Codium.

Nicht unwahrscheinlich ist es, daß die „Doppelplatten" der Diatomeen (siehe Heinzerling 1908, S. 16) Eiweißkristalle sind.

Die Eiweißkristalle von Bryopsis.

Als Beispiel für die Eiweißkristalle der Trophoplasten der Algen wählen wir die von Bryopsis plumosa. Über diese sagt Schimper (1885a, S. 78) folgendes:

„Bekanntlich sind die Chloroplasten von Bryopsis plumosa rundlich oder gewöhnlich länglich, oft in der Mitte eingeschnürt, von sehr wechselnder, meist bedeutender Größe. Ohne Ausnahme enthalten die Pyrenoide, und zwar die rundlichen Chloroplasten meist nur ein einziges, die langgestreckten zwei, drei, zuweilen mehr. Diese Pyrenoide sind auch innerhalb eines und desselben Chloroplasten sehr ungleich groß, unter gewöhnlichen Umständen von einer Hülle von Stärkekörnern umgeben; letztere sind in den älteren Teilen meist groß, dicht gedrängt, in den jüngeren klein, durch Zwischenräume getrennt. Zuweilen sind die Stärkekörner nur als Hülle des Pyrenoids vorhanden, meist aber befinden sie sich noch in größerer Entfernung derselben, im Stroma zerstreut, jedoch nur im mittleren Teil des Chromatophors.

Sofort fällt es auf, daß die nur von winzigen Stärkekörnchen umgebenen Pyrenoide eine sechseckige Gestalt besitzen, welche derart konstant und regelmäßig ist, daß ich sie nicht anders als durch Kristallisation entstanden erklären könnte. Zwar kennen wir organische Körper, deren Gestalt einigermaßen kristallähnlich aussieht; immerhin sind Fälle dieser Art so selten und so abweichend von den Pyrenoiden, daß nur auf Grund sehr beweisender Tatsachen die kristallähnliche Gestalt der Pyrenoide von Bryopsis auf eine andere Ursache als Kristallisation zurückgeführt werden dürfte. Ein hinreichender Grund dafür wäre natürlich, wenn sie richtig wäre, die Angabe von Schmitz, daß die Pyrenoide sich durch Teilung vermehren; nähere Untersuchung zeigte mir jedoch, daß bei Bryopsis keine Erscheinung vorhanden ist, welche man als Beweis dafür betrachten könnte, während im Gegenteil in deutlichster Weise Vermehrung durch Neubildung, wie sie bei kristallinischen Körpern natürlich allein möglich ist, häufig stattfindet.

Schmitz hatte aus dem Vorkommen langgestreckter, durchgeschnürter und dicht aneinanderliegender getrennter Pyrenoide auf Vermehrung derselben durch Teilung geschlossen; solche „Entwicklungsreihen" sind jedoch natürlich nur dann beweisend, wenn der Übergang der einen in die andere Stufe sich unter den Augen des Beobachters abspielt, was ich nie zu beobachten Gelegenheit hatte. Nähere Untersuchung zeigte mir vielmehr, daß, bei Bryopsis wenigstens, solche scheinbare Teilungsstadien, die in der Tat keineswegs selten sind, eben nur s c h e i n b a r e Teilungsstadien darstellen; die gestreckten Pyrenoide von Bryopsis bestehen nämlich aus z w e i dicht aneinander liegenden Sechsecken, welche bei der schwachen Kontraktion, die Pikrinalkohol hervorruft, auseinanderweichen (Taf. II, Fig. 9 — siehe unsere Fig. 33). Dagegen findet man in großer Zahl Bilder, die entschieden

für Neubildung sprechen, welcher Bildungsmodus von SCHMITZ auch bereits für andere Fälle angenommen wird.

Ich habe vorhin gesagt, daß rundliche Chlorophyllkörner in der Regel nur ein meist großes Pyrenoid enthalten (Taf. II, Fig. 8). In etwas gestreckten Chlorophyllkörnern sieht man häufig in dem einen Ende ein äußerst kleines Pyrenoid, von winzigen Stärkekörnchen umgeben, während das andere Ende ein viel größeres enthält (Taf. II, Fig. 8); das gleiche ist häufig noch in jüngeren Teilen, in bereits langgestreckten und sogar eingeschnürten Chlorophyllkörnern der Fall, während in den älteren Teilen der Pflanze die gestreckten Chlorophyllkörner, meist ungefähr in den gleichen Abständen von den Enden, mindestens zwei nahezu gleichgroße Pyrenoide enthalten (Taf. II, Fig. 9). Vergleicht man Chlorophyllkörner in verschiedenen Stadien der Streckung und Teilung, so stellt sich die Entwicklungsgeschichte der Pyrenoide folgendermaßen dar: Bei der Streckung bleibt das bereits vorhandene Pyrenoid in dem einen Ende, während in dem anderen ein zuerst sehr kleines, von winzigen Stärkekörnern umgebenes Pyrenoid auftritt und allmählich an Größe zunimmt, letzteres anscheinend nicht auf Kosten des anderen."

Fig. 33. Chloroplasten von Bryopsis plumosa mit Eiweißkristallen. *a* Die Eiweißkristalle zum Teil in Entstehung begriffen. *b* Die Eiweißkristalle in den Chloroplasten älterer Teile der Pflanze in scheinbarer Teilung; in der Tat liegen zwei getrennte Kristalle nebeneinander. Nach SCHIMPER (1885, Taf. II, Fig. 8 (*a*) und 9 (*b*).

Eiweißante der Zyanophyzeen.

In der Peripherie des Protoplasten der Zyanophyzeen, vielleicht im Zytoplasma der Zyanophyzeenzellen finden sich sehr häufig Ante, welche von den Forschern als „Zyanophyzinkörner" bezeichnet worden sind. Sie sind wohl sicher als Eiweißante zu bezeichnen, vermutlich sind sie oft kristallinischer Struktur und deshalb wollen wir sie mit hierher stellen.

Sie sind farblos, ungefähr von dem Lichtbrechungsvermögen des Damarlackes (KOHL 1903, S. 49). KOHL (1903, S. 39) sagt, daß sie meist Kugelgestalt besäßen oder unregelmäßige Form, Plattenform mit abgerundeten Ecken und Kanten. Scharfe polyedrische Begrenzung hat er niemals beobachtet. Bei Lyngbya-Arten mit besonders großen Eiweißanten erwiesen sich die Eiweißante als doppelbrechend (HEGLER, 1901, S. 303). Sie sind in vegetativen Zellen sehr klein, höchstens 1—2 μ groß, in Sporen oft vielfach größer (HEGLER 1901, S. 295). Sie färben sich mit der Säurefuchsinmethode von ZIMMERMANN, lebend besonders gut mit Brillantblau, nicht mit Methylenblau. Alle ihre färberischen und mikrochemischen Reaktionen (HEGLER 1901, S. 294 und 299, KOHL 1903, S. 47) sprechen dafür, daß sie aus Eiweißkörpern bestehen. Auch verhalten sie sich in biologischer Beziehung wie Reservestoffante (HEGLER 1901, S. 304).

ζ) Die Eiweißkristalle der Pilze.

Literatur über die Eiweißkristalle der Pilze.

KLEIN (1872, S. 337). In den Sporangienträgern von Pilobolus finden sich Oktaedern oder quadratischen Pyramiden ähnliche, gut ausgebildete Eiweißkristalle welche durch Kali gelöst, durch Jod gelb gefärbt werden.

VAN TIEGHEM (1875, S. 24 bis 32). Pilobolus enthält in Wasser unlösliche Eiweißkristalle. Solche kommen in den Sporangien und Zygosporen tragenden Hyphen vieler Mukorineen vor, auch bei einem Askomyzeten (Dimargaris cristalligena — S. 158). Sie färben sich mit Jod, lösen sich mit Kali. Bei Pilobolus sind die Kristalle Oktaeder, die nicht doppelbrechend sind. Bei Mucor sind die abweichenden Kristallformen anscheinend auch vom regulären Oktaeder abzuleiten; es gilt das auch von den dreieckigen abgestumpften Tafeln.

Schimper (1878, S. 33). Die Eiweißkristalle von Pilobolus sind anscheinend reguläre Oktaeder. Sie sind in verdünnter Salzsäure, in Salzwasser und Wasser unlöslich, löslich in verdünnter Kalilauge.

Wakker (1888, S. 468). Die Eiweißkristalle von Pilobolus liegen in kleinen Vakuolen des Zytoplasmas.

Bambeke (1902, S. 11—17). Im Zytoplasma von Lepiota meleagris und cepaestipes finden sich Eiweißkristalle. Sie sind sehr klein, bis 9 μ groß, färben sich mit Millon's Reagens und der Ferrozyankaliumreaktion, mit Farbstoffen wie Safranin, Fuchsin, Methylgrün usw. Bei der Eosin-Hämatoxylin-Färbung werden sie violett. Sie sind Reservestoffe.

Will (1900) findet Eiweißkristalle bei einer Mycoderma-Spezies.

c) Allgemeines über die Eiweißkristalle der tierischen Zellen.

Wie im Pflanzenreich so sind auch im Tierreich Eiweißkristalle bei Vertretern aller großen Sippen gefunden worden, bei Protozoen, Zölenteraten, Würmern, Echinodermen, Mollusken, Arthropoden, Fischen, Amphibien, Reptilien, Vögeln und Säugern.

Bei den Metazoen finden wir die Eiweißkristalle hauptsächlich in Ganglienzellen, Epithelzellen, Drüsenzellen, Lymphzellen, Eiern und deren Nährzellen, Spermatogonien und interstitiellen Zellen des Hodens. Vorzüglich sind sie in den Eiern der Fische, Amphibien und Reptilien so verbreitet wie in den Samen der höheren Pflanzen. Wie bei den Pflanzen fehlen sie manchen Zellformen stets, so den Muskelzellen und den Bindegewebszellen.

Im Protoplasten der Zelle der Tiere finden sie sich sowohl im Kern als auch im Zytoplasma. In einer Zelle kommen sie meist entweder im Kern oder im Zytoplasma vor, selten liegen sie zugleich im Zytoplasma und im Kern, so z. B. in den Spinalganglienzellen von Erinaceus (Sjövall 1902), anscheinend auch unter Umständen in den Epithelzellen des Darmes von Tenebrio (Biedermann 1898). Wenn das der Fall ist, so scheinen sie, wie bei den Pflanzen, bei der Ablagerung zuerst im Zellkern, dann erst im Zytoplasma aufzutreten (Biedermann 1898). Im Kern liegen sie sicher allermeist nicht im Nukleolus. Die Richtigkeit der Angabe vom Bambeke (1898), daß sie in den Eiern von Pholcus auch im Nukleolus auftreten, erscheint mir zweifelhaft. Wie bei den pflanzlichen Zellen kommen die Eiweißkristalle manchmal von anderen Substanzen, vorzüglich von amorphen Eiweißstoffen, die wohl meist in kolloidaler Lösung vorhanden sind, umhüllt im Zytoplasma vor, so z. B. in „Dotterkugeln" der Eier. Wie es sich mit den in Vakuolen der Kerne von Tubularia liegenden Eiweißkristallen verhält (Hadži, 1907), ist wohl noch einmal genauer nachzusehen.

Über das Vorkommen der Eiweißkristalle in den Sippen des Tierreichs, in den Zellarten und der Zelle gibt die nachstehende Tabelle genaueren Aufschluß, welche nach von mir aufgestellten Gesichtspunkten von meinem Assistenten, Herrn Trappmann, 1915 zusammengestellt wurde.

Tabelle über die Eiweißkristalle bei Protozoen und Metazoen.

Tierkreis	Spezies oder Familie	Organ	Zelle	Untersuchungsmethoden	Autor	Bemerkungen
Protozoa	Amoeba actinophora		Cytopl.	Löslichkeit, Jod: Bräunung	Auerbach, L. (1856)	
	Haliomma erinaceus		Cytopl.		Hertwig, R. (1880)	
	Acanthometra serrata					
	Acanthometra		Cytopl.		Krohn	zit. n. Hertwig, R. (1880)
	Thalassosphaera bifurca		Cytopl.		Haeckel, E.	zit. n. Hertwig, R. (1880)
	Collozoum Huxleyi		Cytopl.		Doflein, F. (1909)	
Coelenterata	Tubularia mesembryanthemum	Ectoderm der Tentakeln	Kern	Löslichkeit, färbbar mit Hämatox. schwach	Hadži, J. (1907)	
	Stauridium	Entoderm der Tentakeln	Cytopl.	Löslichkeit		
	Tubularia mesembryanthemum	Entoderm der Tentakeln	Cytopl.	„		
Vermes	Hirudo	Ganglienzellen des Bauchstranges	Cytopl.	Vergoldungsmethode	Kolmer, W. (1904)	
	Pontobdella					
	Planaria armata	Penisepithel	Kern	Färbbar mit Hämatoxyl. u. Eosin	Sabussow, H. (1908)	
	Sorocelis pardalina					
Echinodermata	Sphaerechinus granularis	Pigmentierte Organe wie Nerven, Deckepithel u. Blutbahnen	Kern	Chemische Reaktionen. Färbbar mit Hämatox., Eosin, Pikrinsäure, Säurefuchsin usw.	List, Th. (1898)	
	Spharechinus	Pigmentierte Organe	Kern		Cuénot (1891) Leipold (1893)	zit. n. List, Th. (1893)

Molluska	Xerophila ericetorum	Flimmerepithel von Sohle, Atemgang, Ureter u. Darm	Kern	Färbbar mit sauren Anilinfarbstoffen	MERKEL, E. (1915)	
Arthropoda	Idotea hectica (Assel)	Epithelzellen d. Mitteldarms	Cytopl.	Löslichkeit; färbbar mit Jod u. Hämatoxylin (Eosin fast nicht)	FRENZEL, JOH. (1884)	
	Pholcus phalangioides (Spinne)	Ei	Cytopl. u. Kern	Färbbar mit Safranin u. Hämatoxylin	BAMBEKE, A. VON (1898)	
	Nepa cinerea	Speicheldrüse	Kern		CARNOY (1884)	
	Dytiscus marginalis	Eier u. Nährzellen der Eiröhren	Cytopl.	Färbbar mit Lyoner Blau u. Osmiumsäure	KORSCHELT, E. (1891)	
	Tenebrio molitor	Mitteldarmepithel d. Larve u. d. Imago	Kern	Kristallographisches, Löslichkeit, Färbbarkeit	FRENZEL, J. (1882, 1886)	
	Tenebrio molitor	Mitteldarmepith. d. Larve	Kern	Kristallographisches	RENGEL, C. (1897)	
	Tenebrio molitor	Mitteldarmepith. d. Larve	Kern u. Cytopl.	Mikrochemische Reaktionen, färbbar mit Säurefuchsin u. Jod	BIEDERMANN, W. (1898)	
	Phyllognathus Oryctes nasicornis	Darmepithel der Larven	Kern	Löslichkeit	MINGAZZINI, P. (1889)	
	Lampyriden	Leuchtorgan	?		KÖLLIKER, A. (1889)	fraglich, ob Eiweißkrist.
Vertebrata a) Pisces	Raja, Torpedo, Squatina angelus u. Squalus galeus	Im Ei als Dotterplättchen (Ichtinkörner)	Cytopl.	Kristallographisches, Löslichkeit und quantitat. Analyse	VALENCIENNES et FREMY (1854)	
	Cyprinidae	Im Ei als Dotterplättchen (Ichtinkörner)	Cytopl.	Kristallographisches, Löslichkeit, Analyse	VALENCIENNES et FREMY (1854)	
	Cyprinus	Im Ei als Dotterplättchen	Cytopl.	Kristallographisches, optisches u. mikrochemisches Verhalten	RADLKOFER, L. (1859)	
	Scyllium canicula	Im Ei als Dotterplättchen	Cytopl.	Kristallogr., optisches u. mikrochem. Verhalten	SCHIMPER, A. F. W. (1878)	
	Torpedo, Pristiurus	Im Ei als Dotterplättchen	Cytopl.	Kristallographisches	RÜCKERT, JOH. (1899)	

Tabelle über die Eiweißkristalle bei Protozoen und Metazoen (Fortsetzung).

Tierkreis	Spezies oder Familie	Organ	Zelle	Untersuchungsmethoden	Autor	Bemerkungen
Vertebrata a) Pisces	Mustelus, Pristiurus u. Scyllium catulus	Im Ei als Dotterplättchen	Cytopl.		His, W. (1901)	
	Selachier, Cyprinoiden	Im Ei als Dotterplättchen	Cytopl.		Waldeyer, W. (1906)	
	Aspius alburnus	Im Ei	Kern		Kölliker, A. (1858)	fraglich, ob Eiweißkrist.
	Cobitis barbatula	Im Ei	Kern		Nemiloff, A. (1908)	
	Lota vulgaris u. and. Teleostier	Ganglienzellen	Kern	Färbbarkeit		
b) Amphibia	Anuren u. Urodelen	Im Ei als Dotterplättchen	Cytopl.		Valenciennes et Fremy (1894)	
	Rana	Im Ei als Dotterplättchen	Cytopl.	Kristallographische, optische u. mikrochemische Untersuchungen	Radlkofer, L. (1859)	
	Rana fusca	Im Ei als Kristallnadeln	Cytopl.		Schultze, O. (1887)	
	Bufo	Pankreas	?		Mayer, S.	zit. n. Lubarsch (1896)
	Bombinator	Im Ei als Dotterplättchen	Cytopl.	Mikrochem. Untersuch.	His, W. (1901)	
	Salamandra	Leukozyten	Cytopl.	Färbbar mit Fuchsin	Heidenhain M. (1892)	
	Amblystoma mexicanum	Im Ei als Dotterplättchen	Cytopl.		Fick, R. (1893)	
	Amphibia im allgemeinen	Im Ei als Dotterplättchen	Cytopl.		Waldeyer, W. (1906)	
c) Reptilia	Testudo mauritania	Im Ei als Dotterplättchen (Emydinkörner)	Cytopl.	Löslichkeit u. quantit. Analyse	Valenciennes et Fremy (1854)	
	Testudo	Im Ei als Dotterplättchen	Cytopl.	Kristallographische, optische u. mikrochemische Untersuchungen	Radlkofer, L. (1859)	
	Reptilien i. allg.	Im Ei als Dotterplättchen	Cytopl.		His, W. (1901)	
	Chamaeleo	Thymusdrüse	Cytopl.	Färbbar mit Eosin	Prenaut, A. (1897)	

d) Aves	Gallus domesticus	Im Ei als Dotterkörner	Cytopl.	Mikrochem. Reaktionen	His, W. (1868)	
	Columba u. and. Spezies	Lymphzellen	Cytopl.	Kristallographisches; färbbar m. sauren Anilinfarben	Schwarze (1880)	
	Gallus, Columba a. and Spezies	Lymphzellen	Cytopl.		Bizzozero et Torre (1880)	
	Larus, Gallus dom. u. a. Spez.	Ganglienzellen (sympath.)	Kern u. Cytopl.	Färbbar mit Hämatox. u. Toluidin-Erythrosin	Holmgren, E. (1899)	fraglich, ob Kristalle
	Aves im allgem.	Im Ei als Dotterkörner	Cytopl.		His, W. (1901)	
e) Mammalia	Phascolarctos	Hoden	Cytopl.	Färbbar	Bardeleben H. v. (1896)	
	Erinaceus	Ganglienzellen d. sympath. Grenzstranggang-lions	Kern	Färbbar mit Eisenhämatoxylin	Lenhossek, M. v.	
	Erinaceus	Spinalganglienzellen	Kern (u. Cytopl.)	Färbbar mit Hämatoxylin u. Toluidin-Erythrosin	Sjövall, E. (1902)	
	Erinaceus	Nervenzellen d. sympath. Nervensystems	Kern	Färbbar mt Hämatoxylin, Eosin u. Safranin	Prenaut, A. (1897)	
	Mus musculus	Ei	Cytopl. (?)	Färbbar mit sauren Anilinfarbstoffen	Holl, M. (1893)	
	Mus rattus	Vorhautdrüsen	?		Leydig, Fr.	zit. n. Kölliker (1889)
	Cavia	Vorderes Linsenepithel	Cytopl.	Färbbar mit Hämatoxylin	Ballowitz, E. (1900)	
	Lepus cuniculus	Spinalganglienzellen	Cytopl.	Färbbar mit Hämatoxylin u. Toluidin-Erythrosin	Holmgren, E. (1899)	fraglich ob Eiweißkristalle
	Lepus cuniculus	Ganglienzellen	Kern		Mann (1894)	zit. n. Nemiloff (1908)
	Felis domestica	Hoden	?		Reinke, Fr.	zit. n. Lubarsch (1896)
	Felis domestica	Membrana Descemeti der vorderen Augenkammer	Cytopl.	Färbbar mit Hämatoxylin	Ballowitz, E. (1900)	
	Felis domestica	Interstitielle Zellen des Hodens	Cytopl.		Mathieu, C. (1898)	
	Canis familiaris	Ei	Kern		Wagener, G.R. (1879)	fraglich, ob Eiweißkrist.
	Canis familiaris	Leber	Kern		Browicz, T. (1893)	fraglich, ob Eiweißkrist.
	Cervus capreolus	Ei	Cytopl.	Löslichkeit, färbbar mit Eosin usw. Kristallographisches	Ebner, V. v. (1901)	

Tabelle über die Eiweißkristalle bei Protozoen und Metazoen (Fortsetzung).

Tierkreis	Spezies oder Familie	Organ	Zelle	Untersuchungsmethoden	Autor	Bemerkungen
Vertebrata e) Mammalia (Fortsetzg.)	Sus scrofa domesticus Equus caballus	Interstitielle Zellen des Hodens	Cytopl.		Mathieu, C. (1898)	
	Macacus rheus	Phagocyten der Lymphdrüsen	Cytopl.	Färbbar mit Eosin	Schumacher, S. (1897)	
	Homo sapiens	Interstitielle Zellen des Hodens	Cytopl.	Löslichkeit, färbbar mit Hämatox., Safranin usw.	Reinke, Fr. (1896)	
	Homo sapiens	Epithelien der Hodenkanälchen Spermatogonien u. interstitielle Zellen	Cytopl.	Löslichkeit, Millons Reagenz, Färbbarkeit	Lubarsch, O. (1896)	
	Homo sapiens	Spermatogonien u. interstitielle Zellen	Cytopl.	Färbbarkeit mit Hämat. u. Säurefuchsin	Lenhossek, M. v. (1897)	
	Homo sapiens	Interstitielle Zellen des Hodens	Cytopl.		Bardeleben, K. v. (1898)	
	Homo sapiens	Interstitielle Zellen des Hodens	Cytopl.		Mathieu, C. (1898)	
	Homo sapiens	Leukocyten und Spermatogonien	Cytopl.	Löslichkeit, Färbbarkeit	Cohn, Th. (1899)	
	[1])Homo sapiens	Interstitielle Zellen des Hodens Spermatogonien Sertolische Zellen des Hodens	Cytopl.		Spangaro, S. (1902)	
	Homo sapiens	Leberzellen	Kern u. Cytopl.		Browicz, T. (1898)	sehr fragl., ob Eiweißkrist.
	Homo sapiens	Spinalganglion eines 4monatl. Embryos	Kern	Färbbar mit Hämatoxylin	Smirnow, H. E. v. (1902)	

[1]) Außerdem wurden im menschlichen Ejaculat Kristalle gefunden von Böttcher (1865), Fürbringer (1881, 1886, 1888/89, 1896, 1898) und Cohn, Th. (1895).

Die mikrochemische Charakterisierung der in dieser Tabelle als Eiweißkristalle aufgeführten Kristalle ist meist eine durchaus mangelhafte, allermeist wurden die Kristalle nach irgend einer Methode gefärbt, mikrochemisch überhaupt nicht untersucht, wie es auch aus der Tabelle zu ersehen ist.

Jedoch gibt es einige Angaben über mikrochemische Reaktionen von einigen Kristallen, welche es durchaus wahrscheinlich machen, daß die untersuchten Kristalle aus Eiweißkörpern bestehen. Solche etwas genaueren Angaben findet man hauptsächlich bei Radlkofer (1859), Frenzel (1882), Reinke (1896), List (1898), Biedermann (1898), Ebner (1901). Als Beispiel der weitgehendsten Untersuchungen seien die hauptsächlichen Angaben von Frenzel (1882) und Biedermann (1898) über die Kernkristalle von Tenebrio hier kurz mitgeteilt:

Mikrochemische Reaktionen der undenaturierten Kernkristalle von Tenebrio.

Frenzel	Biedermann
Wasser: löst nicht	löst nicht
Wasser, siedend:	koaguliert
Salzsäure, 5proz.: löst	löst
Essigsäure, 5proz.: löst	
Kochsalz, 10proz.: löst erst nach 24 Std.	löst nicht nach kurzer Einwirkung
Ammoniak: löst	
Kalilauge, 5proz.: löst	löst (koaguliert nicht)
Glyzerin: löst nicht	
Absoluter Alkohol: löst nicht	koaguliert
Äther: löst nicht	greift nicht an
Jodjodkalium: färbt	färbt
Chromsäure, 1proz.: erhält	erhält
Osmiumsäure, 1proz.: fixiert	fixiert
Xanthoprotein-Reaktion:	tritt ein (bei koagulierten Kristallen)
Farbstoffe:	werden stark gespeichert

Im allgemeinen kann gesagt werden, daß es trotz der wenigen mikrochemischen Untersuchungen, welche vorliegen, doch sehr wahrscheinlich ist, daß die in der Tabelle als Eiweißkristalle bezeichneten Gebilde solche sind. Es gibt eben nur wenige Kristalle, welche sich so leicht färben wie die Eiweißkristalle und die Ähnlichkeit zwischen Vorkommen und Form der nicht mikrochemisch untersuchten mit den untersuchten Kristallen ist groß. Die kristallographischen Eigenschaften dieser Eiweißkristalle sind ebenfalls recht wenig studiert worden. Am sorgfältigsten sind wohl noch die Eiweißkristalle (Dotterplättchen) der Karpfeneier durch Radlkofer untersucht.

Die beobachteten Formen der Eiweißkristalle sind mannigfaltig. Gut ausgebildete Kristalle fanden sich bei Amoeba actinophora. In den Leukozyten des Menschen fand Cohn (1899) Kristalle in Form gerader sechsseitiger Doppelpyramiden, die optisch einachsig mit schwach positiver Doppelbrechung waren. Die Dotterplättchen des Karpfens (1859, Radlkofer) waren als rektanguläre oder nahezu quadratische Täfelchen ausgebildet, welche doppel-

brechend waren und anscheinend dem rhombischen System angehörten. Doppelbrechung konstatierte auch Schimper an den Dotterplättchen des Haies (1878)[1]). Die Zytoplasmakristalle der Eier des Rehes sind nach Ebner (1901) gut ausgebildete Hexaeder, Rhombendodekaeder, Würfel, seltener Oktaeder und Pentagondodekaeder mit ebenen oder gekrümmten Flächen. Nach Frenzel (1882) sind die gut ausgebildeten Kristalle des Darmepithels von Tenebrio meist tafelförmig. Rengel (1897) sagt von ihnen: „Mir scheint die Grundform dieser Kristalle das über regulärer Grundfläche errichtete sechsseitige Prisma von etwa gleicher Höhe und Dicke zu sein. Ich habe gerade diese Form sehr vielfach getroffen. Durch Verringerung der Höhe erhalten wir dann die sechsseitigen Tafeln, deren häufiges Vorkommen Frenzel konstatiert, Wachsen zwei gegenüberliegende Seitenflächen verhältnismäßig stark, so erhalten wir einen Körper, der in der Seitenansicht einer quadratischen, resp. rechteckigen Tafel sehr ähnlich ist. Bleiben zwei gegenüberliegende Flächen im Wachstum beträchtlich zurück, so kommt der Körper einem rhombischen Prisma nahe. Ist die Längsausdehnung im Verhältnis sehr groß, so haben wir die Stabform. Alle diese Formen kommen in der Tat vor."

Gut ausgebildete Hexaeder und Rhomboeder kommen in den Kernen der Pigmentzellen von Sphaerechinus vor.

Dem gegenüber sind spindelförmige und stab- bis fadenförmige Kriställchen in den Zellen der Tiere ebenfalls häufig. So finden sich langgestreckte, zugespitzte Zytoplasmakristalle in den Zellen des Wintereierstocks von Rana (O. Schultze 1887). Etwas dickere spindelförmige Kristalle enthalten die Phagozyten der Lymphdrüsen von Macacus im Zytoplasma (Schumacher 1897). Dünne, fast fadenförmige, gerade oder auch gebogene Stäbchen finden sich im Linsenepithel des Meerschweinchens und der Katze (Ballowitz 1900), in den Kernen der Nervenzellen des Igels (Lenhossek 1897), im Zytoplasma der Epithelzellen der Hodenkanälchen des Menschen (Lubarsch 1896).

Bemerkt mag noch werden, daß auch Schichtung der Kristalle von Sabunow (1908) an den Kristallen der Kerne der Epithelzellen des Penis von Planaria Sorocelis beobachtet wurde.

Wie die Eiweißkristalle der pflanzlichen Zellen scheinen auch die der tierischen überall Reservestoffgebilde zu sein. Sie scheinen in denjenigen Zellen zu entstehen, in denen als Reservestoff für den Aufbau und die Arbeit der Zellen Eiweißstoffe in größerer Menge im Kern oder in dem Zytoplasma niedergelegt werden, sobald diese Eiweißstoffe Neigung zur Kristallisation besitzen.

Schon das Vorkommen in den verschiedenen Zellformen, vorzüglich das Vorkommen in den Eiern und in den interstitiellen Zellen des Hodens deutet auf diese biologische Rolle hin. Dabei enthalten die Zwischenzellen des Hodens des Menschen nur in geschlechtsreifen funktionierenden Hoden Kristalle im Zytoplasma (Lenhossek 1897, Lubarsch 1896).

[1]) Waldeyer (1906, S. 245) hat also unrecht mit seiner Meinung, daß die Dotterplättchen niemals Kristalle seien.

Besonders aber spricht ihr Verhalten im Darmepithel der Larve des Mehlwurms für ihre Reservestoffnatur. Biedermann (1898) beobachtete, daß die Größe der Kristalle der Kerne bei guter Ernährung sehr bedeutend ist, bei sehr lange dauernder Nahrungsentziehung aber allmählich abnimmt, bis die Kristalle zuletzt ganz verschwunden sind. Frenzel (1882) verfolgte dann wieder das Anwachsen der durch langes Fasten verkleinerten Kristalle zu Individuen, welche mit ihren Ecken fast die Peripherie des Kernes berührten.

Auch die Tatsache, daß die Zytoplasma-Eiweißkristalle im verletzten Linsenepithel des Meerschweinchens, und zwar nicht nur in den sich teilenden Zellen, verschwinden, wenn Regeneration des Epithels eintritt (Ballowitz 1900), spricht für die Reservestoffnatur der Eiweißkristalle.

C. Die nichtkristallinischen ergastischen Eiweißarte des Zytoplasmas und der Trophoplasten.

a) Die nicht kristallinischen Eiweißarte der Trophoplasten.

Zimmermann (1893, S. 3) fand bei Tradescantia discolor und albiflora, Zebrina pendula und Spironema fragrans in den Leukoplasten Körnchen, von denen er nach ihren Reaktionen meint, daß sie aus „proteinartigen Stoffen“ bestehen und die er Leukosomen nennt. Er untersuchte „eine nicht gerade sehr große Anzahl anderer Gewächse, die den verschiedensten Familien angehören“ mit negativem Erfolg auf das Vorhandensein von Leukosomen in der Blattepidermis (S. 23). Ich selbst habe Ananas sativus, der wie eine Reihe anderer Monokotyledonen (siehe das Kapitel Fett), welche in ihren Chloroplasten stark lichtbrechende Körnchen enthalten, mit der Vorreaktion auf Eiweißarte geprüft und gefunden, daß kein Einschluß der Chloroplasten dieser Pflanze aus Proteinstoffen bestand.

Er fand die Leukosomen in den Leukoplasten der Blatt- und Achsenepidermis, der Nebenzellen der Spaltöffnungsapparate, der Collenchymzellen und Sklerenchymfasern von Tradescantia albiflora.

Das mikrochemische Verhalten der Leukosomen war das folgende.

Zellsaft löste. Kaliumbichromatlösung zerstörte. Jodwasser färbte die zu homogenen Kugeln zusammenfließenden Leukosomen braun. Alkohol fixierte. Konzentrierte alkoholische Sublimatlösung fixierte sehr gut. Alkoholische Pikrinsäurelösung fixierte. Die fixierten Leukosomen färbten sich mit Säurefuchsin, Jodgrün, Cyanin, Dahlia. Millon färbte. Salpetersäure färbte gelb.

Die Leukosomen schwanden bei Verdunklung von Topfpflanzen nicht und bei Kultur von Zweigen in destilliertem Wasser und in Nährlösung zeigte sich nach 63 Tagen der Gehalt der Leukoplasten an Leukosomen gleich (S. 24). Zimmermann meint danach, die Leukosomen gehörten mit den Eiweißkristallen in eine Kategorie. Auch die Bedeutung der Eiweißkristalle sei noch nicht aufgedeckt.

Um das Urteil über die Natur der Leukosomen noch besser zu stützen, habe ich die des Laubblattes von Tradescantia discolor noch etwas näher untersucht.

Die Eiweißante der Leukoplasten in den Epidermiszellen des Laubblattes von Tradescantia discolor.

Interessant ist es, daß die jungen, ganz ausgewachsenen Blätter keine Eiweißante in ihren Leukoplasten enthielten, wohl aber ruhten oder bewegten sich im Zytoplasmabelag zahlreiche etwa 0,5 μ große, bedeutend stärker als das Zytoplasma lichtbrechende kugelförmige Einschlüsse. Diese färben sich mit Jod-

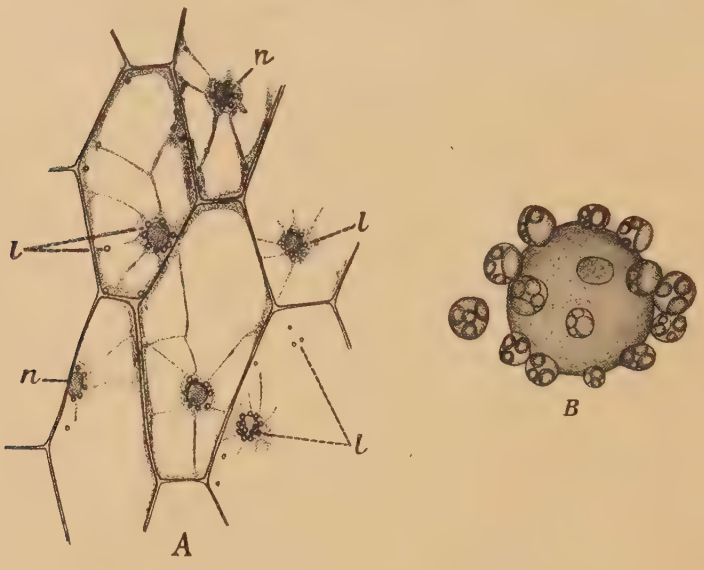


Fig. 34. A. Epidermiszellen mit Zellkern *n* und Leukoplasten *l*, Vergr. 180. B. Zellkern der Epidermiszelle von Tradescantisa discolor, umgeben von Leukoplasten, welche Eiweißante führen; 1140-fach vergrößert. Figur nach Molisch (1913, S. 341). Das Aussehen der Eiweißante ist etwas zu stark tropfenartig dargestellt.

jodkalium kaum, fließen darin zusammen und färben sich mit Sudan. Vermutlich sind es Tropfen von fettem Öl. Mit Alkoholfixierung und Ponceaufärbung ließen sich kaum Körnchen in den Leukoplasten nachweisen.

Die Zellen älterer Blätter zeigten folgendes. Der Kern der Zelle enthielt einen ungefähr 3,3 μ Durchmesser besitzenden Nukleolus und war von Leukoplasten umgeben, von denen nur wenige im übrigen Zytoplasmabelag der eine große Zentralvakuole besitzenden Zelle lagen. Der Nukleolus war schwächer lichtbrechend als die Eiweißante der Leukoplasten, die Masse des Zellkerns enthielt anscheinend Körnchen von der Lichtbrechung des Nukleolus.

Die ungefähr 3,4 μ großen Leukoplasten enthielten ein oder zwei bis 2 μ große und mehrere kleine Eiweißante von Kornform (Fig. 34). Im Zytoplasma lagen zahlreiche, meist 0,8 μ große

farblose Ante von der Lichtbrechung des Nukleolus (Allinante)[1]. Die „Fettröpfchen" sind nicht mehr oder nur in äußerst geringen Mengen vorhanden. Dann sind sie auch sehr klein. Interessant ist das Verhalten der Protoplasten bei Plasmolyse mit 15proz. Kalisalpeterlösung. Der Kern wird zuerst körniger, dann aber dichter und dadurch so inhomogen, daß der Nukleolus nicht mehr zu sehen ist. Auch die Leukoplastensubstanz wird so dicht, daß man die Körner nicht mehr unterscheiden kann.

Es wurden folgende Reaktionen mit den Zellen angestellt:

Vorreaktion. Alkohol fixierte in 12 Stunden die meisten Körner glatt. Danach färbten sich in Ponceaulösung oder Säurefuchsinlösung die Trophoplasten und der Kern schwach, das Kernkörperchen und die Eiweißkörner stark rot. Bei Zusatz von 2proz. Kalilauge zu dem unter Deckglas in Wasser liegenden gefärbten Präparat lösen sich die Eiweißkörner sofort; manchmal bleibt in dem Leukoplasten ein kleines verquollenes Stärkekörnchen liegen. Kern und Trophoplasten bleiben deutlich sichtbar.

Die Allinante traten deutlich, aber nicht sehr intensiv rotgefärbt hervor, lagen im Zytoplasmabelag zerstreut und manchmal um den Zellkern relativ zahlreich. Sie besaßen einen Durchmesser von gewöhnlich 0,8 μ bis 1,5 μ, größere waren selten, kleinere als 0,8 μ kamen vor. Sie lösten sich in 2proz. Kalilauge.

Koagulation. Trägt man die Schnitte in 0,1proz. kochende Essigsäure ein, so werden die Leukoplasten meist stark zerstört. Die Eiweißante sind in ihrer Form meist verändert, doch stets aufzufinden.

Pikrinsäurereaktion. Trägt man die lebenden Schnitte in die in einem Schälchen befindliche gesättigte wäßrige Pikrinsäurelösung ein, so bleiben die allermeisten Eiweißante gut in ihrer Form erhalten und färben sich gelb.

Der Kern ist netzig-vakuolig geworden, der Nukleolus anscheinend etwas kontrahiert.

Pepsin. Das Reagens löste Eiweiß gut; es wirkte 12 Stunden auf die mit Alkohol vorher behandelten Schnitte ein. Im gekochten Reagens blieben die Eiweißante erhalten. Im ungekochten Reagens waren die Eiweißante gelöst. Von den Leukoplasten waren keine Reste mehr mit Sicherheit erkennbar. Der Kern war netzig-vakuolig; der Nukleolus war erhalten.

Biuretreaktion. Erst in gesättigter Kupfersulfatlösung, dann in Kalilauge. Die Eiweißante schwach violett.

Jodjodkalium. Das Reagens wurde dem unter Deckglas in Wasser liegenden Präparat seitlich hinzugefügt. Es färbten sich zuerst der Kern, dann sofort die Eiweißante, welche ungelöst blieben. Die Allinante färbten sich dunkelbraun.

2proz. Kalilauge. Sie wurde dem mit Jod gefärbten Präparat seitlich hinzugefügt. Die Eiweißante lösten sich in den dann osmotisch gedehnten Leukoplasten. Der Nukleolus quoll, löste sich aber nicht.

0,4proz. Osmiumsäure. Dringt die Osmiumsäure schnell genug ein, so bleiben die Eiweißante erhalten.

Zellsaft. Wenn in einem Präparat die Zellkerne absterben und die Leukoplasten zerfallen, so werden die Eiweißante gelöst.

Nach den Resultaten der mikrochemischen Versuche von Zimmermann und mir ist es nicht zu bezweifeln, daß bei Tradescantia nichtkristallinische Eiweißante vorliegen. Diese Einschlüsse der Trophoplasten werden erst in älteren Blättern in größeren Mengen gebildet und werden in gleicher Weise wie die Eiweißkristalle bei Verdunkelung der Blätter nicht gelöst. Sie werden wie die Eiweißkristalle Reservestoffe sein.

---

[1]) Über den Namen „Allinant" siehe den nächsten Abschnitt: „Allgemeines über die Allinante".

b) Die nichtkristallinischen Eiweißante des Zytoplasmas.

α) Die Allinante der Pflanzen.

Allgemeines über die Allinante.

Unter Allinanten verstehe ich: „nichtkristallinische, weiche ergastische Eiweißante des Zytoplasmas, welche aus Eiweißkörpern bestimmter mikrochemischer Reaktion, aus Allin, bestehen". In diesem Kapitel findet man eine Zusammenfassung der Resultate meiner literarischen Studien und meiner eigenen Beobachtungen über die Allinante; letztere sind in den drei folgenden Abschnitten niedergelegt.

Die Allinante, welche für das Zytoplasma eine ähnliche Bedeutung haben könnten wie die Nukleolen für den Kern, sind bei Pflanzen und auch bei den Tieren, wo sie als Chondriosomen bezeichnet wurden, sehr verbreitet. Für uns ist die Frage, ob die Allinante ergastische Gebilde, alloplasmatische Gebilde oder Organe des Protoplasten sind, von größter Bedeutung, und schon deshalb ist eine genaue Untersuchung über die Allinante gerechtfertigt. In dem Kapitel über Trophoplasten werden wir nochmals auf die Allinante zurückkommen müssen.

Alle Allinante, welche mikrochemisch untersucht wurden, geben untereinander ähnliche mikrochemische Reaktionen. Fassen wir zuerst die mikrochemischen Reaktionen der Allinante von Allium cepa kurz zusammen, um sie mit denen der anderen Allinante vergleichen zu können.

Mikrochemische Reaktionen der Allinante von Allium cepa.

Salpetersäure, 3proz. Fixiert.
Jodjodkalium. Fixiert und färbt braun.
Alkohol. Erhält und kontrahiert.
Quecksilberchlorid. Fixiert.
Osmiumsäure. Fixiert sehr gut.
Formaldehydlösung. Fixiert.
Pikrinsäure, gesättigte wässerige Lösung. Erhält und färbt intensiv gelb.
Koagulation. Erhält und kontrahiert.
Kalilauge. Quillt und löst. Mit Formaldehyd oder mit Jodjodkalium behandelte Ante lösen sich nicht.
Ammoniak. Quillt, löst aber nach 10 Minuten noch nicht.
Natriumphosphat, gesättigte Lösung. Löst nicht.
Pepsin. Löst mit Jodjodkalium fixierte, mit Wasser gewaschene Ante in 20 Stunden bei 40 Grad nicht.
Trypsin. Löst ebenso behandelte Ante bei 20 Grad in 90 Minuten nicht, während der Kern in dieser Zeit gelöst ist.
Chloraljod. Verquillt, löst nicht.
Eau de Javelle. Löst schnell.
Schwefelammon. Färbt grau.
Neutralrot. Färbt die Ante der lebenden Zelle schwach.
Trypanblau. Ebenso.
Benda's Färbung. Färbt.
Altmann's Granula-Fixierung und -Färbung. Färbt.
Meves' Fixierung und Färbung. Färbt.
Xanthoproteinreaktion. Tritt anscheinend nicht ein.
Aldehydreaktion. Gelingt nicht.
Methylenblau-Schwefelsäure (Volutinreaktion). Tritt nicht ein.

Wir vergleichen hiermit in der folgenden Tabelle die Reaktionen der anderen Allinante und deuten durch ein +-Zeichen an, wenn eine Reaktion eines Allinants mit der übereinstimmt, welche die Allinante von Allium gaben. Sind Unterschiede vorhanden, so geben wir sie an. Wo sich keine Angabe findet, zeigt das an, daß die betreffende Reaktion nicht ausgeführt wurde.

	Polygonatum	Tradescantia	Asparagus	Mesembryanthemum	Polytrichum
Salpetersäure		+		+	+
Jodjodkalium		+	+	+	+
Alkohol		+	+	+	+
Quecksilberchlorid		+			
Osmiumsäure				+	
Formol				+	+
Pikrinsäure		+		+	
Koagulation				+	+
Kalilauge	+	+	+	+	+
Ammoniak	+			löst	löst
Natriumphosphat				+	
Pepsin		+		+	+
Trypsin				+	+
Chloraljod	+			+	
Eau de Javelle				+	+
Schwefelammon	+			färbt nicht	+
Neutralrot					+
Trypanblau					
Benda			+		
Altmann		+			
Meves	+			+	
Xanthoproteinreaktion					
Aldehydreaktion					
Methylenblauschwefelsäure					+

Aus der Gesamtheit der Reaktionen geht mit Sicherheit hervor, daß die Allinante wesentlich oder durchaus aus Eiweißkörpern bestehen. Diese Eiweißkörper zeichnen sich alle durch ihre Löslichkeit in 2proz. Kalilauge und ihre Unlöslichkeit in Säuren aus. Ferner sind sie alle widerstandsfähig gegen Pepsin bei 40° und viel schwerer als die Zellkerne von Trypsin bei 20° angreifbar. Die Eiweißkörper der Allinante der Monokotyledonen und Moose enthalten durch Schwefelammonium nachweisbares Eisen, die der Dikotyledonen nicht. Man dürfte vielleicht sagen, daß die Eiweißkörper der Allinante der Monokotyledonen und Moose „Eisennukleine“ seien und kann vermuten, daß die der Dikotyledonen ähnliche Substanzen seien, deren Eisen fester gebunden sei.

Bei diesem Sachverhalt wird es zweckmäßig sein, wenn wir die Stoffgruppe, welche durch die angegebenen mikrochemischen Reaktionen charakterisiert ist, einstweilen als Alline zusammenfassen, bis einmal Mikro- und Makrochemie gemeinsam die Chemie dieser Stoffe geklärt hat. Die Eiweißkörper, welche denen entsprechen, die wir bei Mesembryanthemum in den Allinanten fanden, wollen wir dabei nötigen Falles als β-Alline, die Eisen in lockerer Bindung enthaltenden als α-Alline bezeichnen.

Lundegardt's (1914) Vermutung, daß die „Mitochondrien zum Teil Emulgierungsphänomene darstellen“ ist danach fallen zu lassen.

Die Allinante sind in der Regel sehr kleine Gebilde. Ihre Gestalt ist die, welche man von sehr kleinen im Zytoplasma liegenden weichen Massen erwarten kann. Sie sind entweder kugelig oder stab- bis fadenförmig, auch finden sich Übergangsformen zwischen diesen Gestalten in Fäden, die an einem Ende angeschwollen sind und solchen, die an beiden Enden sich abzurunden streben. Diese verschiedenen Formen kommen oft in Zellen nebeneinander vor. In gefärbten Präparaten findet man sehr häufig neben der Mehrzahl, welche die gleich zu nennenden Maße aufweisen, vereinzelte, äußerst kleine Allinante, welche man in ungefärbten Präparaten, nach denen die Messungen für die folgenden Angaben gemacht sind, übersieht. Wir fanden bei den genauer untersuchten Pflanzen so folgende Größen: Tradescantia: häufigst Stäbchen von 0,7 μ Dicke und 1,5 μ Länge. Allium: Körner von 0,5 bis 0,7 μ Durchmesser und Stäbchen von 0,35 μ Dicke und bis 0,8 μ Länge. Polygonatum: Körner von 0,6 bis 1 μ Durchmesser, Stäbchen von 1,5 bis 16 μ Länge. Mesembryanthemum: Körner von 0,5 bis 1,7 μ Durchmesser, Fädchen von ungefähr 0,4 bis 2 μ Dicke und 1,5 bis 15 μ Länge. Polytrichum: Körner von 0,5 bis 1,7 μ Durchmesser, Stäbchen von ungefähr 0,3 μ Dicke und 4 μ Länge. Wenn nun auch der Durchmesser der rundlichen Allinante meist nicht größer als 2 μ ist, so könnten bei den Pflanzen wohl noch größere vorkommen, die, wenn sie aus Allin beständen, selbstverständlich auch als Allinante bezeichnet werden müßten.

Die Allinante, welche wir genau untersucht haben, sind weiche, plastische Massen von Allin, die in Vakuolen des Zytoplasmas liegen. Rudolph (1912, S. 617) sah die durch die Plasmaströmung mitgerissenen Allinante in dieser sich hin und her biegen. Bei Allium cepa kann man leicht beobachten, daß diese Krümmung stabförmiger Allinante schon durch sehr zarte Strömungen bewirkt werden kann, ein Zeichen, daß die Allinmasse sehr biegsam ist. Auch sahen wir bei Mesembryanthemum einzelne Ante durch feinste Zytoplasmafädchen einseitig ausgezogen, ein Zeichen, daß ihre Masse relativ weich sein kann. Meist sind, wie gesagt, die Allinante rundlich. Die typische Fadenform scheint ihnen immer durch relativ feste Zytoplasmafäden gegeben zu werden, in denen sie liegen. Sind sie einmal durch im wandständigen Zytoplasma oder durch die Zentralvakuole hinziehende Zytoplasmafäden, mit denen sie sich bewegen, geformt, so behalten sie anscheinend die Fadenform lange bei. Diese Fabrikationsmethode bedingt es wohl, daß die Allinfäden einer Zelle oft annähernd dieselbe Dicke erhalten. Sie erklärt es auch, daß die Allinante typischer Laubblätter meist rundlich sind, wie Zimmermann (1893, S. 39) fand, daß sie in Zellen der Reservestoffbehälter, in denen lebhafte Plasmaströmungen stattfinden, oft stark gestreckt sind.

Die Allinante sind meist etwas stärker lichtbrechend als das Zytoplasma. Dabei kann ihre Dichte selbst in einer Zelle etwas

verschieden sein und manchmal anscheinend so gering, daß man in lebenden Zellen manche davon übersieht, die dann nach der Fixierung und Färbung deutlich hervortreten. Im Ultramikroskop hellen sie stets nur schwach das Sehfeld auf, dann meist gleichmäßig. Doch fand ich bei Cucurbita pepo die Peripherie der Allinante stärker aufhellend als die innere Masse. Dem entspricht die Beobachtung, die ich an schwächer gefärbten Allinanten von Mesembryanthemum machte. Dort fand ich die innere Masse häufig weniger intensiv gefärbt als die äußere. Auch erschienen dort manchmal kleine rundliche hellere Stellen in der Masse der Allinante (Fig. 38), von denen ich aber nicht sicher weiß, ob sie nicht infolge der Präparation durch Verquellung entstanden sind. Bei kugelförmigen Anten tritt auch nicht selten die Neigung zum hohlkugeligen Verquellen hervor, die wohl dadurch bedingt sein könnte, daß ihre Mitte weniger dicht wäre und osmotisch wirksame Substanz enthielte. So scheint mir, wenn ich nach ihren optischen Eigenschaften und ihrer Konsistenz urteile, die Allinsubstanz nicht in Form eines Sols, sondern in Form einer sehr fein strukturierten Gallerte in der Vakuole zu liegen und nicht immer in gleicher Konsistenz in die Vakuole ausgeschieden zu werden, vermutlich auch bei längerem Lagern in der Zelle durch Beanspruchung weniger dicht zu werden, als sie es bei der Ausscheidung in die Vakuole war. So würde sich auch das Vorkommen dichterer Massen in der Peripherie der Ante erklären lassen.

Die Gallertnatur der Allinante macht noch manche ihrer Eigenschaften verständlich. So ist es zu verstehen, daß sie durch Alkohol kontrahiert und oft in ihrer Gestalt verändert werden. Im Gegensatz zu den festen und porösen Eiweißkristallen nehmen sie bei Lebendfärbung nur wenig Farbstoff auf. Im fixierten Zustand können sie nur mit sehr intensiv färbenden Methoden zur Aufnahme von Farbstoff veranlaßt werden, während die Eiweißkristalle auch im fixierten Zustand die Farbstoffe sehr leicht und energisch speichern.

Die Allinante scheinen im Pflanzenreich zwar sehr verbreitet zu sein, doch in manchen Pflanzengruppen völlig zu fehlen. Wäre letzteres wirklich der Fall, so würde die Tatsache für die Auffassung der Allinante von Bedeutung sein.

Eine einwandfreie Zusammenstellung über das Vorkommen der Allinante im Pflanzenreich kann man selbstverständlich deshalb noch nicht geben, weil die mikrochemische Untersuchung der vermutlich zu den Allinanten gehörenden Gebilden allermeist noch aussteht. Aber man kann zuerst mit ziemlicher Sicherheit behaupten, daß Allinante bei einer Pflanze nicht vorkommen, wenn es mit den Chondriosomen-Färbemethoden nicht gelang, ihnen ähnliche Gebilde zu färben. Auch können wir, wenn den Allinanten ähnliche Gebilde in den Zellen einer Pflanze neben gut erkennbaren Chloroplasten durch Chondriosomenfärbungen nachgewiesen wurden, vermuten, daß die Pflanze Allinante enthält. Bei Benutzung der folgenden Zusammenstellung ist das Gesagte zu berücksichtigen.

Vorkommen der Allinante im Pflanzenreich.

Dicotyledoneae.

Nur bei Mesembryanthemum ist das Vorkommen von Allinanten sicher nachgewiesen. ZIMMERMANN hat aber mit ALTMANN's Färbungsmethode sich rot färbende Körner im Zytoplasma der Zellen der Laubblätter aus 21 Dikotyledonen-Familien aufgefunden, von denen er (1893, S. 43) selbst sagt, daß er nicht wisse, ob sie identisch seien. Sie könnten wohl Allinante sein. Bei der Tiliazee Aristotelia Maquii und bei der Labiate Coleus gelang ihm der sichere Nachweis solcher Ante nicht. RUDOLPH fand (1912, S. 619) „Chondriosomen" bei Sedum, Echeveria, Nymphaea, Nuphar, Aristolochia, Cucurbita. Ich habe in den lebenden Zellen der Achse von Impatiens sultani, in der Knolle von Stachys tuberifera und Dahlia variabilis Ante gesehen, welche Allinante sein könnten.

Monocotyledoneae.

Bei Tradescantia, Allium und Asparagus sind Allinante sicher nachgewiesen. Sich nach ALTMANN färbende Ante fand ZIMMERMANN (1893, S. 48) bei 11 Familien der Monokotyledonen; bei Agave fand er solche Ante nicht. Reichlich sah ich in den lebenden Zellen der Zwiebel von Hyacinthus und Muscari, weniger reichlich in der von Urginea, Ante, welche Allinante sein können.

Gymnospermae.

ZIMMERMANN (1893, S. 50) fand nach ALTMANN's Methode färbbare Granula bei Cryptomeria und Ceratozamia. Die Granula von Ceratozamia ließen sich mit 3proz. Salpetersäure fixieren.

Pteridophyta.

Filicineae.

In den Blättern der Farne fand ZIMMERMANN (1893, S. 50) seine Granula verbreitet. Er erwähnt besonders Adiantum, Gymnogramme, Asplenium, Ceratopteris, Pteris, Polypodium. Wohl hierher gehörende Ante fand ich auch in den Knollen von Nephrolepis.

Equisetae.

In den Knollen von Equisetum arvense, die nach MEVES fixiert und gefärbt worden waren, konnte ich nichts sehen, was als Allinante gedeutet werden könnte. Volutin ist in den Reservestoffknollen von Equisetum arvense nicht vorhanden.

Lycopodiaceae.

In der Achse von Lycopodium Hippuris, deren Zellmembran sich in nach MEVES behandelten Präparaten sehr dunkel gefärbt zeigte, konnte ich keine den Allinanten ähnliche Gebilde in den nach MEVES gefärbten Zellen finden.

Selaginellaceae.

Bei Selaginella Martensii fand ZIMMERMANN (1893, S. 50) keine Granula. Auch RUDOLPH konnte nach BENDA's Methode bei Selaginella erythropus keine Chondriosomen finden.

Psilotaceae.

Bei Psilotum fand ZIMMERMANN (1893, S. 50) keine Granula.

Bryophyta.

Mit Sicherheit habe ich Allinante bei Polytrichum nachgewiesen. ZIMMERMANN konnte sie bei Lunularia nicht nachweisen. Auch RUDOLPH hatte mit BENDA's Methode (1912) bei Mnium cuspidatum keine Chondriosomen entdeckt. Ich habe übrigens in den Blättern von Mnium undulatum durch die Methode von MEVES vereinzelte rundliche Ante färben können, welche wohl Allinante sind. SAPEHIN (1913b, S. 323) wies Chondriosomen bei Polytrichum, Funaria, Bryum, Mnium nach. SCHERRER (1913 und 1914) beschreibt bei Anthoceros nach BENDA gefärbte Chondriosomen.

Algae.

ZIMMERMANN fand bei den pyrenoidführenden Algen: Spirogyra, Zygnema, Oedogonium keine Granula, dagegen bei Chara sehr große Granula im Zytoplasma (1893, S. 51). RUDOLPH (1912) konnte nach der BENDA-Methode bei Chara und Spirogyra keine Chondriosomen nachweisen, fand dagegen bei Vaucheria sehr große Chondriosomen. GUILLERMOND (1913) sah bei Spirogyra keine Chondriosomen.

Cyanophyceae.

GUILLERMOND (1911a, S. 200) fand bei Zyanophyzeen keine Chondriosomen.

Fungi.

Phycomycetes.

Nach Benda's und Meves' Methode färben sich auch die schon von Berthold (1886, S. 60) gesehenen, von mir für Achlya (1904, Fig. 12, 13, Taf. V) abgebildeten Ante, die ich mit Vorbehalt geneigt war, für Leukoplasten zu halten. Rudolph (1912), der diese Ante nach Meves und Benda färbte, konnte Chondriosomen bei Mucor nicht finden.

Ascomycetes.

Guillermond (1911a) und Janssens, van der Putte und Helsmortel (1912, S. 450) färbten Chondriosomen bei Pustularia, Guillermond (1913h) bei Penicillium, Botrytis, Hefe nach den Methoden von Altmann, Meves, Regaud.

Basidiomycetes.

Guillermond fand bei Autobasidiomyzeten (1913h) Chondriosomen, während Rudolph (1912) bei Agaricus campestris sie nicht nachweisen konnte.

Eubacteria.

Guillermond (1911, S. 199) konnte nach Benda und nach Regaud keine Chondriosomen bei Bakterien nachweisen.

Vergleicht man das Vorkommen der Allinante mit dem der Volutinante im Pflanzenreich, so fällt es auf, daß das Volutin bei den Angiospermen, Gymnospermen, Filicineen, Bryophyten fehlt, bei denen gerade die Allinante ungemein verbreitet sind, das hinwiederum die Allinante bei den Zyanophyzeen und Bakterien fehlen, bei denen das Volutin ganz allgemein vorkommt. Es scheint fast, als könnten sich die beiden Stoffgruppen gegenseitig vertreten, was ja recht gut mit der Vermutung stimmen würde, daß sie beide Nukleinsäure enthalten.

Auch ist es interessant, daß die Pyrenoide führenden grünen Algen frei von Allin gefunden wurden. Eigenartig erscheint Psilotum, welches weder Eiweißkristalle noch Volutinante noch Allinante bildet.

Die Allinante vermehren sich nicht durch Teilung. Ich habe die manchmal vorkommenden hantelförmigen Allinante vielfach in lebenden Zellen längere Zeit beobachtet, aber niemals eine Teilung derselben sehen können. Auch Scherrer (1914) ist der Überzeugung, daß die Allinante sich nicht teilen. Die Ansichten, daß sich die Allinante der Pflanzen nur durch Teilung vermehren (Guillermond 1914, S. 243) oder auch durch Teilung vermehren (Rudolph 1912, S. 618), sind durchaus unbewiesen.

Es ist auch, wie wir sehen werden, mehrfach die Behauptung aufgestellt worden, die Allinante vermöchten sich direkt in andere Gebilde umzugestalten, z. B. in Trophoplasten. Das ist ebenfalls unrichtig, und niemand hat behauptet, eine solche Umwandlung direkt beobachtet zu haben. Für die Trophoplasten der Angiospermen ist die Konstruktion eines solchen Vorganges leicht, da die Unterscheidung sehr junger Leukoplasten von größeren Allinanten sehr schwierig ist. Ich habe mich bei Allium vergeblich bemüht, sichere mikrochemische Reaktionen für die Unterscheidung der beiden Gebilde zu finden. Auch die von Guillermond (1912 f) angegebene Unterscheidung durch Fixierungsmittel gelingt nicht. Es ist dieses vielleicht so zu erklären, daß die Leukoplasten von Allium auch reichlich Allin enthalten. Bei genauer Kenntnis der lebenden Gebilde lassen sich die Leukoplasten von den Allinanten durch die Art ihrer Bewegungen

meist gut unterscheiden, da die Allinante sich nie amöboid bewegen. Allinante ergrünen auch nie. Man kann das an ergrünenden Zwiebelschalen von Allium beobachten. Auch sieht man niemals an Allinanten, welche neben leicht erkennbaren Chloroplasten in stärkereichen Zellen liegen, Stärkekörner entstehen, so daß man das Recht hat, kleine Gebilde, an welchen Stärkekörner wachsen, für Trophoplasten zu halten.

Daß die Allinante ergastische Gebilde und nicht Organe des Protoplasten sind, ist durch die sorgfältige Untersuchung von Scherrer erwiesen. Er fand, daß Allinante in der Scheitelzelle des Thallus des Gamophyten von Anthoceros nicht vorhanden waren, daß sie erst da, wo die Grenzen der Scheitelzellen sich zu verwischen beginnen, neu entstehen (1913, S. 496; 1914, S. 10). Ebenso ist die Tatsache, daß die Sporenmutterzellen von Anthoceros frei von Allinanten sind, ein Beweis für die Neuentstehung der Allinante in dem Gamophyt.

Da die Allinante ergastische Gebilde sind, ist die ungemein starke Verschiedenheit der Größe dieser Gebilde in ein und derselben Zelle verständlich.

Eine Reihe von Tatsachen sprechen dafür, daß diese Gebilde Gebrauchsante, oft auch Reservestoffante sind. Schon Zimmermann (1893, S. 51) sagt von der Funktion der Granula: „Es liegt auch wohl die Annahme nahe, daß dieselben zu der Eiweißbildung oder Speicherung in irgendeiner Beziehung stehen.“ Scherrer (1914, S. 25) schließt aus seinen Beobachtungen: „Ich stehe deshalb nicht an, den Chondriosomen von Anthoceros eine ernährungsphysiologische Bedeutung zuzumessen.“ In der Tat spricht die Art des Vorkommens der Allinante bei Anthoceros sehr dafür, daß die Allinante Reservestoffante sind. Wir sahen, daß Scherrer sie in besonders reichlicher Menge in den Zellen des Sporogonfußes und den Zellen des Gamophyten, welche diesen umgeben, sowie in der Umgebung der Nostoc-Zellen fand, also an Stellen, an denen man die Ansammlung von Reservestoffanten erwarten kann. In Übereinstimmung damit finden wir die Ante in größten Mengen in spezifischen Reservestoffbehältern, in relativ kleinen Mengen in den typischen Laubblättern schnell wachsender Pflanzen. Auch in jungen, in der Entwicklung begriffenen Zellen häufen sie sich manchmal stark an. Entsprechend ihrer Eiweißnatur werden die Allinante aus den Laubblättern nur sehr langsam abgegeben, sowohl bei Mangel an Atmungsmaterial als bei Beanspruchung durch speichernde Reservestoffbehälter. Zimmermann (1893, S. 53) konnte in den Blättern einer 15 Tage verdunkelten Topfpflanze von Tradescantia albiflora keine entschiedene Veränderung der Größe der Allinante beobachten. Wir wissen ja aber durch Zimmermann und Stock, daß Laubblätter wochenlang verdunkelt werden können ohne die Eiweißkristalle der Zellkerne und Trophoplasten zu lösen und dürfen uns deshalb nicht wundern, wenn keine Auswanderung des Allins erfolgte. Auch aus den sich entleerenden Zwiebelschuppen von Allium verschwinden die Allinante erst mit den letzten Fettröpfchen.

Bei Polygonatum latifolium konnten wir aber eine deutliche Abnahme der Allinmenge im Ende des austreibenden Rhizoms feststellen.

Auch die Chondriosomen der Asken von Pustularia scheinen nach einer Angabe von Janssens, van der Putte und Helmsmortel (1912, S. 450) bei der Sporenbildung verbraucht zu werden.

Beispiele für die Allinante der Pflanzen als eine Grundlage für die in dem vorigen Kapitel gemachten Ausführungen.

Die Allinante der Monokotyledonen.

Die Allinante von Tradescantia.

Zimmermann (1893, S. 38) beobachtete bei seinen Untersuchungen der Leukoplasten von Tradescantia unter Anwendung der Altmann'schen Färbemethoden, welche er bei Altmann selbst studiert hatte, kleine kugelige Körperchen im Zytoplasma, welche sich färberisch ähnlich verhielten wie die Eiweißkörner der Leukoplasten. Er nannte diese Gebilde, „da sie ihrem ganzen Verhalten nach mit den von R. Altmann im Zytoplasma der tierischen Zellen beobachteten Differenzierungen übereinstimmen", Granula. Es waren die Gebilde, welche ich im Abschnitt — Die Eiweißkörner der Leukoplasten in den Epidermiszellen des Laubblattes von Tradescantia discolor — schon als Allinante bezeichnete. Die „Granula" von Tradescantia discolor gaben ihm folgende mikrochemische Reaktionen.

Absoluter Alkohol und darauf folgend Äther, Petroleumäther, Schwefelkohlenstoff, Xylol lösen nicht.

Jod färbt braun (S. 42).

Sublimat, Quecksilberjodid, Kaliumbichromat, Chromsäure, absoluter Alkohol, 1proz. Ameisensäure (S. 43) fixieren. 3proz. Salpetersäure, alkoholische Pikrinsäurelösung fixieren sehr gut (S. 38).

Altmanns Färbung mit Anilinwasser-Säurefuchsin und Differenzierung mit verdünnter alkoholischer Pikrinsäurelösung färbt intensiv (S. 12).

Auch einige physiologische Versuche stellte Zimmermann an. Er kultivierte Zweigspitzen von Tradescantia albiflora 1. 29 Tage in Wasser, 2. ebensolange in einer 5% Nährsalze enthaltenden Lösung. Er fand bei 1. wenige Granula im Schwammparenchym, bei 2. sehr zahlreiche Granula im Schwamm- und im Palisadenparenchym. Derselbe Versuch zeigte nach 35 Tagen bei 1. nur stellenweise winzige Granula, bei 2. ziemlich große Granula.

Bei einem zweiten Versuch kultivierte er Zweigspitzen von Zebrina pendula 28 Tage 1. in 1promilliger Normalnährsalzlösung, 2. in 10promilliger Nährsalzlösung, 3. in 22promilliger stickstofffreier Nährsalzlösung. Die Pflanze 1 enthielt sehr zahlreiche Granula in Schwamm- und Palisadenparenchym, 2 enthielt zahlreiche größere Granula in beiden Geweben, 3 enthielt im Palisadengewebe keine Granula; das Schwammparenchym enthielt weniger Granula als in den Versuchen 1 und 2.

Nach 15tägiger Verdunklung war keine Abnahme der Granula im Laubblatt von Tradescantia albiflora zu konstatieren.

Forenbacher (1911) färbte die Allinante von Tradescantia virginica mit Eisenhämatoxylin und bezeichnete sie als Chondriosomen.

Den Angaben Zimmermanns über die Allinante des Laubblattes von Tradescantia kann ich nach eigenen Beobachtungen noch folgendes hinzufügen.

Wenn man die Zellen der Zwiebelschalen von Allium cepa, von denen wir nachher reden werden, zum Vergleich benutzt, so erscheint die Zahl der in den Parenchymzellen und den Epidermiszellen des Laubblattes von Tradescantia vorkommenden Allinante recht gering. In den lebenden Zellen sind sie am besten in der unterseitigen Epidermis und zwar in den oft vorhandenen Zytoplasmafäden zu beobachten. Sie sind meist ungefähr 1,5 Mikrom. lang und 0,7 Mikrom. dick, dabei etwas spindelförmige Stäbchen, selten sind sie rundlich.

Von Reaktionen füge ich den auf Seite 115 mitgeteilten noch folgendes hinzu.

Vorreaktion. Sie färbten sich nach Fixierung mit Alkohol durch Ponceau und lösten sich in 2% iger Kalilauge.

Pepsin. Löste nicht.

Zimmermann's Methode der Fixierung und der Färbung nach Altmann. Die Granula waren viel intensiver als bei der Vorreaktion gefärbt.

Die Allinante von Asparagus officinalis.

Rudolph (1912) untersuchte die Allinante von jungen Pflanzen und älteren Sprossen von Asparagus officinalis. Er färbte vorzüglich nach Benda und erhielt dann die „Chondriosomen" tief schwarzblau gefärbt, wenn die Trophoplasten nur lichtblau waren. Er sagt S. 610 über das Vorkommen der Allinante: „Wie schon erwähnt, finden sich die Chondriosomen gleichmäßig in allen Arten von Zellen, in Epidermis- und Grundgewebezellen sowohl wie in allen Elementen der Gefäßbündel, den Siebröhren, Geleitzellen, Ursprungszellen der Gefäße usw. Die Gestaltungs- und Zahlenverhältnisse sind ziemlich gleichförmig, es läßt sich nur im Allgemeinen sagen, daß die Zahl und Länge der Fäden nach innen zunimmt und in den Gefäßbündeln ein Maximum erreicht. Hier finden sich in meinen Präparaten Ketten von großen gestreckten Zellen (Fig. 7), vermutlich Gefäßanlagen, die ganz erfüllt sind von einem Gewirr langer, meist in der Längsrichtung der Zellen orientierten Fäden, die oft beträchtlich länger sind als die längsten Teilungsfiguren der Chromatophoren. Zwischen ihnen lassen sich hier und da noch kleine voluminösere Leukoplasten, häufig wieder im Teilungszustande, und Mitochondrien erkennen. In anderen Schnittserien fand ich in ganz gleichwertigen Zellen nur Mitochondrien in großer Zahl an Stelle der Fäden, wie überhaupt zu konstatieren ist, daß die Chondriosomen in gleichwertigen und gleichaltrigen Zellen bald als Körnchen, bald als Stäbchen, bald als Fäden oder meist ganz gemischt auftreten." Rudolph hat die Allinante von Asparagus in lebenden Zellen beobachtet. Er sagt davon (S. 617):

„Solche gut geeignete Zellen lenken bald durch ihre rege Plasmaströmung die Aufmerksamkeit auf sich. Sieht man längere Zeit zu, so unterscheidet man bald in den zarten Plasmasträngen kleine, zart lichtbrechende Körnchen, Stäbchen und Fädchen, die von den Plasmaströmungen mitgetragen werden, wobei die Fädchen schlängelnd hin und hergebogen werden".

„Von mikrochemischen Reaktionen sagt er folgendes (S. 618): 0,1 n.NaOH bringt die Chondriosomen zum Verschwinden. Ich glaube beobachtet zu haben, daß der Auflösung ein rasches Aufquellen vorangeht. Dagegen werden sie von verdünnten Säuren nicht gelöst, sondern fixiert. Zusatz von 4proz. Essigsäure vom Deckglasrande her läßt sie wohl durch die Gerinselbildung im Zytoplasma etwas undeutlicher werden, sie bleiben aber dauernd unterscheidbar, und dasselbe Resultat erhielt ich selbst noch mit konzentrierter Essigsäure und ebenso mit 5proz. HCl und HNO_3. Bei letzterer verändern die Chondriokonten allerdings ihre Gestalt durch Abrundung." Er fixierte Stücke eines Spargelsprosses mit essigsäurefreier Flemmingscher Lösung, mit solcher, die 0,2 Proz. Essigsäure und 5 Proz. Essigsäure enthielt. In allen drei Stücken waren die Allinante gleich gut fixiert. Jodjodkalium fixiert in den Schnitten gut (S. 619). 96proz. Alkohol und absoluter Alkohol „bringen die Chondriosomen in den Schnitten zur Fixierung, aber meist nur unter Schrumpfung und Formveränderung."

Über Abrundung der Allinante sagt er: „Ebenso bewirken verdünnter Alkohol, Äther- und Chloroformwasser eine tropfenförmige Abrundung der Stäbchen und Fäden, und das gleiche Resultat kann auch schon durch gelinde Erwärmung der Objektträger erzielt werden."

Die Allinante des Zytoplasmas der oberseitigen Epidermis der Speicherschuppen der Zwiebel von Allium cepa.

Die Epidermis der Oberseite der Speicherschuppen der Zwiebel läßt sich leicht abziehen. Sie besteht aus in der Längsrichtung des Blattes gestreckten 2—10 mal länger als breiten und ungefähr ebenso tiefen als breiten Zellen. Die Allinante finden sich im November in allen Zellen aller lebenden Speicherschuppen der ruhenden Zwiebel. Sie sind in den Parenchymzellen häufiger als längere gekrümmte Fädchen entwickelt als in den Epidermiszellen. In den Speicherschuppen dieses Jahres scheinen sie etwas schwächer lichtbrechend zu sein als in den vorjährigen. Übrigens sind sie auch sehr schön in den Parenchymzellen des basalen Teiles etwa 10 cm langer, eben ausgetriebener Wurzeln zu finden.

Die lebende, im Wasser liegende Zelle.

Die Epidermiszellen der im November untersuchten Zwiebeln zeigen meistens eine große zentrale Zellsaftvakuole, welche von Zytoplasmafäden durchzogen ist, die hauptsächlich von den größeren Plasmaanhäufungen ausgehen, die den einer Seitenwand anliegenden Zellkern umgeben. Meist ist der Zytoplasmabelag der Außenwand relativ dünn, an den ebenfalls Zytoplasmafäden ansetzen und sich gleichsam mit ihrer konsistenteren Masse in ihm ausbreiten können. Im Wandbelag zeigen sich meist verschieden gerichtete schneller und langsamer laufende Strömungen und auch in den Zytoplasmafäden finden oft lebhafte Strömungen statt.

Der etwa 23 μ im größten Durchmesser besitzende Zellkern ist sehr feinkörnig und besitzt Nukleolen.

Im Zytoplasma der Außenwand fallen am meisten zahlreiche, oft der Zellwand naheliegende Fettropfen auf, welche stark lichtbrechend und meist in lebhafter Bewegung begriffen sind. Etwas tiefer, aber auch neben Fettropfen liegen ferner zahlreiche Allin-

ante, deren Lichtbrechung bedeutend schwächer ist als die der Fettropfen, aber ähnlich der der durch ihre Größe von ihnen unterschiedenen Leukoplasten.

Die Leukoplasten haben, wenn sie scheibenförmig sind, ungefähr einen Durchmesser von 3 μ. Meist sind sie durch die Plasmafädchen, in denen sie sich bewegen in mannigfaltiger Weise, manchmal sogar zu reiner Fadenform gestreckt, unregelmäßig gekrümmt, hie und da auch vakuolig. Die fadenförmig ausgezogenen Leukoplasten ähneln den fadenförmigen Allinanten ungemein, nur sind sie viel größer als große fadenförmige Ante. Sie können aber auch geschlängelt und ganz gleichmäßig dick werden, so daß man sie bei oberflächlicherem Zusehen mit den Allinanten verwechseln kann. Sie verändern eine bestimmte Gestalt oft sehr schnell, können sie aber auch längere Zeit beibehalten.

Die Fettröpfchen sind stets vollkommen kugelförmig und besitzen einen Durchmesser von ungefähr 0,5—0,6 μ.

Die Allinante können verschiedenartig gestaltet sein. Sie können fast kreisrund dick scheibenförmig, also körnchenartig erscheinen oder etwas gestreckt und dabei nicht ganz regelmäßig geformt, oder regelmäßig kurz oder länger stabförmig, dabei auch mehrfach oder einfach gekrümmt.

Die Körnchen haben ungefähr einen Durchmesser von 0,5—0,7 μ. Der Durchmesser der Stäbchen beträgt ungefähr 0,35 μ. Die Länge der Stäbchen wechselt zwischen 0,7—8 μ.

Am häufigsten begegnet man Körnern und kurzen Stäbchen in den Zellen. Manchmal sind diese Formen in einer Zelle allein vertreten. Aber es gibt auch Zellen in denen die Stäbchen recht reichlich vertreten sind, meist kurze von 0,7—0,8 μ Länge, neben wenigen längeren und neben Körnchen.

Die Allinante bestehen aus einer weichen Masse. Man kann das daran erkennen, daß die stäbchenförmigen ganz gerade sind, wenn sie in einem geraden Zytoplasmafaden befördert werden, daß sie sich dagegen krümmen, wenn sie in eine unregelmäßige Plasmaströmung hineingeraten. Eigenbewegung besitzen die Allinante nicht; man kann stets erkennen, daß die Krümmungen durch die Plasmaströmungen veranlaßt werden.

Chloroformwasser: In mit Chloroform gesättigtem Wasser sah ich unter dem Deckglas die Trophoplasten öfter aus der langen Fadenform langsam in rundliche Gebilde übergehen, während die Allinante nicht in ihrer Form verändert wurden. Ich konnte in keinem Fall ein Stäbchen in eine Kugel übergehen sehen, selbst wenn unter der Einwirkung des Chloroformwassers die Plasmabewegung völlig erlosch.

Chloroformwasser im Schälchen. 50 ccm dest. Wasser mit 15 Tropfen Chloroform bis zur Sättigung geschüttelt. Davon in ein Schälchen 10 ccm gegeben und 5 Tropfen Chloroform hinzugefügt. In dieses Schälchen wurde ein Teil eines Häutchens eingelegt. Ein anderer Teil wurde zur Kontrolle mit 0,4proz. Osmiumsäure fixiert und in Wasser aufbewahrt. Nach 3 Stunden war der Protoplast schon ziemlich zerfallen, doch der Wandbelag in einzelnen Zellen noch so erhalten, daß man die Allinante sehen konnte. Sie waren meist ganz unregelmäßig geformt, so daß man nicht sehen konnte, ob und wieviel der kolloidalen Masse gelöst war. In einzelnen Fällen waren aber die Allinante noch intakt in ihrer Form, so daß es sicher ist, daß die Allinante nicht glatt durch Zellsaft (oder vielleicht auch Wasser) gelöst werden. Vielleicht sind sie nur infolge der Veränderung des Zytoplasmas deformiert.

Plasmolyse der Zelle. 5proz. Kalisalpeterlösung wirkte noch nicht, 7proz. wirkte schnell plasmolysierend. Der Protoplast blieb mit dünnem Belag an der Zellwand sitzen, von dem aus sehr zahlreiche, gleichdicke Zytoplasmafädchen nach der sich zusammenziehenden zentralen, die Vakuole umschließenden Zytoplasmamasse hinstrahlten, welche die Beobachtung der Eiweißante sehr störten. Ich beobachtete zwei Allinante fortwährend. Sie blieben stabförmig, verbogen sich etwas, rundeten sich aber nicht ab.

Kalilauge. Frisch bereitete 2proz. Kalilauge löst die Eiweißante der lebenden Zelle sofort, wenn die Kalilauge zu ihnen gelangt. Die Leukoplasten kontrahieren sich und verquellen dann völlig. Einen Rest konnte ich nicht wieder finden. Mit Jodjodkalium 30 Minuten fixierte Eiweißante lösen sich in 2proz. Kalilauge nicht mehr, wenn man das Häutchen in ein Schälchen mit diesem Reagens 30 Minuten liegen läßt. Man findet sie wieder, wenn man das Präparat mit Jodjodkalium behandelt.

Ammoniak, 10proz. Im Ammoniak quellen die Allinante ziemlich stark, lösen sich aber innerhalb 15 Minuten nicht. Setzt man Kalilauge (2proz.) hinzu, so ziehen sich die Allinante erst wieder zusammen, um dann aufs neue zu quellen und sich nach 15 Minuten zu lösen.

Formaldehydlösung (älteres Präparat von 35 Gewichtsprozenten, 38 Volumenprozenten). Setzt man zu einem in Wasser liegenden Häutchen seitlich Formaldehyd hinzu, so bleiben Leukoplasten und Allinante gleich gut erhalten, dabei von homogenem Aussehen und glatten Konturen. Das Zytoplasma der toten Zelle erscheint klar und homogen. Setzt man nun 2proz. und danach sogar 33proz. Kalilauge hinzu, so lösen sich die Allinante nicht nach 10 Minuten. Bei längerer Einwirkung der Kalilauge verblassen Allinante und Leukoplasten. Behandelt man die Häutchen 12 Stunden mit Formaldehydlösung und wäscht dann gut mit Wasser, so erscheint dann das Zytoplasma faltig, netzig, feinvakuolig, und gibt ein unklares Bild. Die Allinante zeigen keine glatten Umrisse mehr und sind wohl etwas mehr deformiert als die Leukoplasten. Gegen Kalilauge, die das Bild etwas klärt, verhalten sie sich wie vorher.

Quecksilberchlorid, 0,68 g Quecksilberchlorid, 2,8 g Kochsalz, 100 ccm Wasser. Nach 48stündigem Liegen dieses Häutchens in der Lösung waren Kern und Zytoplasmastränge gut erhalten, auch die Trophoplasten waren erhalten, aber inhomogen. Die Allinante hatten ihre Gestalt völlig beibehalten, nur ihre Umrisse waren etwas rauh.

Versuche über Fixierung der Häutchen im Schälchen. Die Häutchen wurden stets 1 Stunde in 10 ccm der Fixierungsflüssigkeit bei 18° liegen gelassen, die sich in einem mit Uhrglas bedeckten Schälchen befand. Nach der Fixierung wurden die Häutchen in 1 l Wasser 24 Stunden liegen gelassen.

Osmiumsäure. Direkt nach der Fixierung. Zytoplasma wesentlich homogen. Trophoplasten homogen mit glatten Umrissen. Kern feinkörnig. Allinante homogen, mit glatten Umrissen. Fettropfen nicht völlig rund. Nach dem Wässern. Es ist infolge der Reduktion der Osmiumsäure Dunkelfärbung des Häutchens erfolgt. Im Zytoplasma treten feine Körnchen und schattenhafte Flecken hervor. Am stärksten ist der Kern gefärbt. Grau sind die Trophoplasten und die Allinante gefärbt. Einlegen der Häutchen in 1proz. Pyrogallollösung verändert die Färbung nicht.

Quecksilberchloridlösung (0,68 $HgCl_2$ + 2,83 g NaCl + 100 g Wasser). Das Zytoplasma zart, unregelmäßig netzig oder fleckig. Die Allinante mit nicht mehr glatten Umrissen und unregelmäßiger Form, aber homogener Substanz. Ähnlich die Leukoplasten. Kerne gut erhalten, aber die feinkörnige Struktur unklar.

Nach dem Wässern. Keine wesentliche Veränderung.

Formaldehyd (35 Gewichtsprozent, frisch bereitet). Zytoplasma oft etwas kontrahiert. Kern homogen. Allinante glatt und gut fixiert. Leukoplasten fixiert. Nach dem Wässern keine bemerkbare Veränderung.

Formaldehyd (5 Gewichtsprozente, frisch bereitet). Kern homogen, mit scharf hervortretenden Kernkörperchen. Leukoplasten fixiert. Allinante sehr oft mit kleiner Höhlung im Zentrum, also etwas verquollen und wohl dadurch etwas blasenförmig geworden. Nach dem Wässern keine Veränderung.

Jodjodkalium. Legt man das Präparat direkt in das Reagens, so treten die gut erhaltenen Allinante und Leukoplasten scharf und braun gefärbt hervor. Die Fettropfen färben sich bräunlich. Das Zytoplasma des Wandbelages zeigt netzartig verbundene Zytoplasmafädchen, in denen sehr zahlreiche, sehr kleine Körnchen liegen. Der Kern ist abgerundet und homogener als in der lebenden Zelle; in ihm treten die Nukleolen und einige etwas größere Körnchen scharf hervor.

Chloraljod. Das Reagens wird seitlich zu dem in Wasser liegenden Präparat zufließen gelassen, zugleich wird das Wasser abgesaugt. Weder Leukoplasten noch Allinante verquellen beim Zutritt des Reagens; beide färben sich braun. Ist Absterben des Protoplasten eingetreten, so quellen die Allinante etwas auf, um sich dann wieder unregelmäßig zusammenzuziehen.

Pikrinsäure. Legt man das Präparat direkt in gesättigte wässerige Pikrinsäurelösung, so bleiben die Allinante gut erhalten. Nach Auswaschen der größeren Menge der Pikrinsäure erscheinen sie stärker gelb gefärbt als das Zytoplasma.

Alkohol. Fixiert man die Präparate in 80- oder 100proz. Alkohol, so erkennt man in dem Wandbelag wohl eine Menge sehr unregelmäßiger Körnchen aller Formen, aber niemand kann in dem im Wasser oder in Jodlösung liegenden oder mit Säurefuchsin gefärbten Präparaten Allinante erkennen. Wie sich die Sache verhält, kann man nur mit Sicherheit feststellen, wenn man ein Präparat in Wasser legt, eine Zelle fortgesetzt genau mit dem $^1/_{12}$-Objektiv betrachtet, eine Gruppe von Allinanten ins Auge fassend, dann seitlich vom Deckglasrande aus absoluten Alkohol hinzufügt. Dringt dieser langsam hinzu, so bewegen sich die Allinante zuerst mit den Plasmaströmen, kommen dann zur Ruhe und verlieren dann schnell ihr homogenes Aussehen, sich genau so verhaltend, wie man es von einer zähflüssigen Eiweißlösung erwarten muß. Sie werden in ihren Umrissen unregelmäßig, dabei wie vakuolig oder an manchen Stellen wie eingeknittert, dabei an den dichtesten Stellen viel stärker lichtbrechend als vor der Alkoholbehandlung. In diesen unregelmäßig geformten Gebilden kann man ohne weiteres die Allinante nicht wiedererkennen. Es eignet sich also die Alkoholfixierung hier nicht, aber die Gebilde sind durchaus in Alkohol unlöslich.

Kaliumbichromatlösung, 5proz. Die Allinante haben ihre glatten Umrisse verloren, diese sind unregelmäßig und rauh. Die Allinante sind nicht besser erhalten als die Leukoplasten.

Gesättigte Lösung von Natriumphosphat. Legt man das Präparat direkt in die Lösung unter Deckglas, schließt den Rand des letzteren mit Harz ab und läßt 6 Stunden liegen, so findet man die Allinante ungelöst, ebenso die Leukoplasten. Beide Gebilde scheinen jedoch stets abgerundet zu sein.

Essigsäure von 3 Volumenprozenten. Nach 15 Minuten stand die Plasmabewegung still und es begannen dann die Allinante ein wenig zu quellen. Die Umrisse der Allinante wurden weiter unregelmäßig, aber die Ante waren selbst nach 1 Stunde noch erhalten, wenn auch wegen der Veränderungen im Zytoplasma und der Veränderung ihrer Gestalt weniger deutlich hervortretend.

Essigsäure von 30 Volumenprozenten. Als die Plasmabewegung in den Zellen des direkt in das Reagens gelegten Häutchens zur Ruhe gekommen war, wurden drei einzelne Allinante im Auge behalten. Ein gestrecktes Ant rundete sich nicht ab, wurde aber etwas kettig, die runden kontrahierten sich vielleicht ein wenig. Nach 5 Minuten quollen die Ante etwas und nahmen nun unregelmäßige Form und rauhe Umrisse an. Sie waren aber selbst nach 2 Stunden noch erhalten. Die Formveränderung und die Veränderungen im Zytoplasma brachten es mit sich, daß sie etwas undeutlicher wurden, man konnte aber nicht entscheiden, ob sie an Substanz verloren hatten oder nicht.

3proz. Salpetersäure (1,5 Proz. NO_3H enthaltend), wie sie Zimmermann (1893, S. 38) zur Fixierung seiner Granula anwendete. In den direkt in die Säure eingelegten Präparaten traten die Allinante stärker lichtbrechend hervor, lösten sich nicht.

33proz. Salpetersäure. Die Säure löst die Allinante nicht in 30 Minuten. Gelbfärbung konnte ich nicht an den Allinanten und an den Nukleolen erkennen.

2,5 proz. Salzsäure. Löst nach 15 Minuten nicht, deformiert aber die Allinante.

Methylenblau 1 + 10 und 1proz. Schwefelsäure (Arthur Meyer 1903a, S. 81), welche Volutin färben, färben die Allinante nicht.

Aldehydreaktion (Reaktion A). Die mit Pikrinsäure in gesättigter alkoholischer Lösung fixierten Häutchen wurden erst sehr sorgfältig mit fließendem

Wasser, dann mit absolutem Alkohol gewaschen und schließlich zur Reaktion verwendet. Ich habe nicht sicher sehen können, daß sich die Allinante färbten. Sie scheinen sich also nicht zu färben.

Koagulation (Reaktion K). Die Allinante werden koaguliert, dabei aber ähnlich in ihrer Struktur und Form verändert wie durch Alkohol.

Schwefelammonium, frisch bereitet 1 ccm + 9 ccm Wasser. Man legt ein Häutchen in Wasser unter Deckglas, stellt die Allinante am besten mit der homogenen Immersion $^1/_7$ von Zeisz und dem Kompensationsokular 12 ein und reguliert die Blendenöffnung des Abbeschen Beleuchtungsapparates so, daß die Allinante bei möglichst hellem Sehfeld gerade noch zu erkennen sind, dann setzt man, indem man die Allinante fortwährend im Auge behält, seitlich das Reagens zu. Die Allinante färben sich jetzt schwach, aber sehr deutlich dunkler, ein wenig graublau. Die Färbung verblaßt bald. Genau wie die Allinante färben sich auch die Leukoplasten, sonst färbt sich nichts in der Zelle.

Frisch bereitetes Kaliumhydrosulfid, 1 ccm von 22proz. Lösung auf 100 ccm Wasser. Das Reagens wirkt wie das Schwefelammon. Die 22proz. Lösung löst die Eiweißante sofort.

Ferrozyankalium, 1 proz. Lösung. Man legt ein Häutchen in einen Tropfen Salpetersäure von 1,5 Proz. NO_3H, läßt 3 Minuten darin, wäscht dann mit Wasser mehrmals aus und bringt das Häutchen in Wasser unter Deckglas. Hierauf läßt man seitlich die Ferrozyankaliumlösung hinzutreten. Nach eine Minute langer Einwirkung saugt man das Reagens ab und wäscht mit Wasser nach.

Die Kerne sind jetzt gelblich, die Allinante deutlich bläulich, die Leukoplasten noch schwächer blau gefärbt.

Ferrozyankalium ohne Säure gibt, wie Zaleski (1886, S. 487) zeigte, mit dem organisch gebundenen Eisen der Eiweißkörper keine Reaktion. Man muß außerdem mit einer mehr als 1 Prom. HCl enthaltenden Salzsäure vorbehandeln. Über den mikrochemischen Eisennachweis im allgemeinen sehe man Zacharias 1910, S. 124.

Pepsin. Legt man die lebenden Häutchen direkt in Pepsin, so ist nach der Pepsinwirkung der Protoplast, in dem der Kern erhalten ist, so geschrumpft, daß man von den Allinanten, wenn sie vorhanden wären, nichts würde erkennen können. Die Häutchen wurden deshalb erst lebend 30 Minuten in Jodjodkalium gelegt, dann 4 Stunden in fließendem Wasser gewaschen. Es wurde dann gekochtes und ungekochtes Pepsin, in Reagensgläschen 48 Stunden bei 40° auf die fixierten Häutchen einwirken gelassen. Nach dieser Zeit waren in den aus dem gekochten Pepsin stammenden Häutchen die Allinante sehr gut zu erkennen. Sie lagen in relativ wenig körnigem Zytoplasma, welches der Zellwand noch anlag. In den Präparaten aus ungekochtem Pepsin war das Zytoplasma von der Wand gehoben, körniger und angegriffen; von den Allinanten war deshalb nichts mehr genügend sicher zu sehen, doch war damit nicht gesagt, daß die Allinante gelöst waren.

Es wurde zur genauerer Untersuchung ein Häutchen mit ungekochtem Pepsin unter ein Deckglas gebracht, die Ränder des Deckglases wurden mit Harzkitt fest verschlossen und das Präparat bei 40° beiseite gelegt.

Nach 4½ Stunden waren die Nukleolen der Kerne gelöst, die Kerne selbst noch gut erhalten. Die Leukoplasten waren aufzufinden. Die Allinante waren vorzüglich in den Zytoplasmasträngen in der Nähe der Kerne deutlich zu erkennen, also noch nicht gelöst. Nach 22 Stunden waren die Kerne noch erhalten, meist etwas deformiert, die Zytoplasmastränge stark angegriffen. Die Allinante waren in den Zytoplasmasträngen neben den relativ stark lichtbrechenden Fettropfen noch deutlich zu erkennen. Koaguliertes Eiweiß, welches unter Deckglas mit Pepsin eingeschlossen worden war, war schon nach 3 Stunden gelöst. Die Allinante wurden also kaum von Pepsin in 20 Stunden angegriffen.

Trypsin. Gekochte Trypsinlösung mit Toluol verändert in 18 Stunden bei 40° den mit Jod fixierten und gut mit Wasser ausgewaschenen Protoplasten nicht wesentlich.

Wurde ein mit Jod fixiertes und mit Wasser gewaschenes Häutchen mit einem Tropfen des filtrierten wirksamen Reagenses unter Deckglas gebracht und bei Lampenlicht, bei gewöhnlicher Temperatur untersucht, so sah man den Kern schon nach 5 Minuten anschwellen. Nach 10 Minuten war die Anschwellung fortgeschritten, aber die Nukleolen waren noch nicht gelöst. Nach 20 Minuten war der Kern, nach-

dem er zur Breite der ganzen Zelle angeschwollen war, völlig gelöst. Allinante, welche dauernd beobachtet wurden, blieben zuerst unverändert, schwollen dann wohl nach 20 Minuten etwas an und verblaßten sehr langsam, so daß sie aber selbst nach 90 Minuten noch erkennbar waren.

Wurden die Häutchen im Reagensglas mit dem mit etwas Toluol versetzten Reagens bei 40° behandelt, so trat die Lösung der Kerne noch schneller ein, und das Zytoplasma löste sich noch schneller von der Wand los und legte sich meist um. Schon nach 80 Minuten war das Zytoplasma in vakuolige, sehr zahlreiche Klümpchen zerfallen, die feinkörnig waren, und nach 24 Stunden waren diese wieder zu ähnlichen, aber stärker lichtbrechenden, unregelmäßigen, oft dick fadenförmigen Massen zusammengeschmolzen. Diese Veränderungen des Zytoplasmas erschweren die Beobachtung. Nach 19 Minuten konnte ich hier und da die Allinante noch deutlich erkennen, wenigstens in einzelnen Zellen. Die Fettropfen waren in dieser Zeit durch das Toluol gelöst und ihre Zytoplasmahüllen ließen sich durch Zusatz von Jodjodkalium deutlich machen.

Danach werden die Allinante sehr langsam bei gewöhnlicher Temperatur von Trypsin angegriffen, ungemein viel langsamer als die Zellkerne.

Fixierung und Färbung der Allinante von Allium cepa.

Lebendfärbung der Allinante mit Neutralrot[1]).

Die Häutchen wurden lebend in eine Neutralrotlösung (Neutralrot 1 g auf Wasser 100 g, davon 1 Tropfen auf 100 ccm Wasser) eingelegt und nach 12—15 Stunden langer Einwirkung untersucht. Die Allinante waren in den noch lebenden Zellen, deren Zytoplasma in lebhafter Bewegung begriffen war, schwach aber deutlich rot gefärbt, stärker als die Leukoplasten. Der Kern war ungefärbt. Die Allinante nehmen also den Farbstoff auf, wenn sie im lebenden Zytoplasma liegen.

Unter gleichen Verhältnissen färben sich die Allinante mit Trypanblau schwach blau, die Trophoplasten ebenfalls, vielleicht aber etwas weniger stark als die Eiweißante.

Nachdem die Häutchen 12 Stunden in einer Lösung von 0,005 g Janusgrün in 1000 ccm Wasser gelegen hatten, waren die Allinante nicht oder kaum gefärbt in den lebenden Zellen.

Altmanns Fixage und Färbung (Altmann, 1894, 2. Aufl. S. 1—160; siehe ferner Duesberg 1911, S. 605).

Fixierung. Die Häutchen wurden 24 Stunden in eine Mischung von gleichen Volumen einer 5proz. Lösung von Kaliumbichromat und einer 2proz. Lösung von Osmiumsäure eingelegt, hierauf 5 Stunden mit fließendem Wasser gewaschen.

Färbung. Gefärbt wurden die Präparate in einem kleinen Schälchen 30—60 Sekunden mit einer Lösung von 10 g Säurefuchsin in 50 ccm Anilinwasser, die bis zum Dampfen erhitzt wurde. Sie wurden dann schnell in einer Mischung von 1 Vol. gesättigter Pikrinsäurelösung in absolutem Alkohol + 2 Volumen Wasser abgespült, zuletzt 30—60 Sekunden mit Pikrinsäurelösung in kleinen Schälchen erwärmt. Die ausgewaschenen Präparate wurden durch Alkohol, Xylol in Kanadabalsam gebracht.

---

[1]) Über Lebendfärbung siehe Böhm und Oppel 1912, S. 99; Michaelis 1900.

Untersuchung der ungefärbten, nur fixierten und gewaschenen Präparate.

In Wasser liegend.

Das Zytoplasma erscheint ziemlich homogen; nur bei sehr genauem Zusehen vereinzelte, etwas größere Körnchen, meist aber an einzelnen Stellen an der Grenze der Sichtbarkeit liegende Körnelung zu sehen. Manchmal ist der Wandbelag von den fixierten, zähflüssigen Plasmaströmchen zart fädig.

Im Wandbelag der Außenseite der Zelle sind häufig ungleich große Vakuolen vorhanden.

Kleine runde Vakuolen von gleicher Größe, wie sie von Fettropfen zurückgelassen werden, sind nicht zu sehen.

Der Zellkern erscheint sehr feinkörnig; die Nukleolen treten scharf hervor, daneben einige stärker lichtbrechende Ante, die meist $^2/_3$ so groß sind wie die Fettröpfchen.

Die Fettröpfchen sind dunkelgrau gefärbt, kugelförmig, glatt. Man kann sie jetzt durch ihre Färbung und Lichtbrechung scharf von den Allinanten unterscheiden.

Die Allinante der Außenwand der Zellen sind in den verschiedenen Präparaten nicht gleichgestaltet. In manchen Präparaten findet man fast nur rundliche Allinante, mit ganz wenigen stäbchenförmigen gemischt. Manchmal herrschen die kurzen und längeren Stäbchen vor, dazwischen dann meist hantelförmige und längere, etwas knotige Stäbchen. Im allgemeinen sind die Allinante sicher relativ gut fixiert.

Jodjodkalium. Die Fettropfen färben sich gelb. Die Allinante färben sich brauner als das Zytoplasma.

Eau de Javelle. Fettröpfchen bleiben erhalten. Der Kern quillt, wird homogen und löst sich langsam. Die Allinante lösen sich schneller als der Kern.

2proz. Kalilauge. Fettröpfchen noch nach einer Viertelstunde erhalten. Die Leukoplasten sind als zusammengeknitterte Gebilde zu erkennen. Die Allinante verquellen und lösen sich innerhalb einer Viertelstunde. Durch Zusatz eines Überschusses von Jodjodkalium färben sich die Fettropfen gelb. In mit Benda-fixierung 48 Stunden behandelten Häutchen, die mit 2proz. Kalilauge mittelst Harz unter Deckglas abgeschlossen worden waren, lösten sich weder Eiweißante noch Leukoplasten innerhalb 12 Stunden völlig. Vielleicht hängt die Differenz mit der Dauer des Auswaschens oder Ähnlichem zusammen.

Absoluter Alkohol. Die osmierten Fettropfen lösen sich nicht in absolutem Alkohol, wenn man einige Minuten damit erwärmt.

Pepsin. Pepsin gekocht und ungekocht 40 Stunden einwirken gelassen, währenddem Eiweiß in einer Pepsinprobe gelöst worden war. Nach der Verdauung in Alkohol gelegt, um das Toluol, welches zugesetzt war, zu lösen. Fettröpfchen durch Toluol und Alkohol zu kleinen grauen Ringen verwandelt, indem wohl das nicht mit Osmiumsäure verbundene Fett aus der Mitte herausgelöst worden war. Allinante erhalten. Pepsin löste also die mit Osmiumsäure fixierten Ante nicht.

Ponceaulösung. Färbt die fixierten Allinante schlecht.

Filtrierter Speichel. Das Reagens löste bei Zimmertemperatur innerhalb 30 Stunden die Allinante, welche mit Salpetersäure (1,5 proz. NO_3H) ½ Stunde lang behandelt und dann mit Wasser gewaschen worden waren, nicht, griff sie überhaupt nicht an.

Färbung des fixierten Materials. Bei der Färbung muß man das Auswaschen des Farbstoffes nicht zu weit treiben, da der Farbstoff sonst zu stark aus den Allinanten herausgenommen wird. Das Zytoplasma muß noch in den dicksten Partien ganz schwach rötlich sein, wenn die Färbung gut sein soll.

Zytoplasma ziemlich homogen, doch bei genauem Zusehen bei intensiver Beleuchtung noch äußerst kleine stärker lichtbrechende nicht mehr als andere Teile des Zytoplasmas gefärbte Körnchen zu bemerken und außerdem undefinierbare Unhomogenität. Im

Zytoplasma, vorzüglich in der Nähe des Zellkerns kleinere und größere Vakuolen (Zellsaft), oft dicht gedrängt, doch rund. Der Kern, welcher ja meist nicht an der von uns hier hauptsächlich berücksichtigten Außenwand liegt, enthält außer den 2—3 Nukleolen einige etwas größer als die zahlreichsten Körnchen der Kernmasse erscheinende etwas dunkler gefärbte Körnchen. Die Färbung des Kernes ist rötlich oder gelbrötlich. Die Allinante (Fig. 35) sind genau so erhalten nach der Färbung wie sie es vor der Färbung waren. Sie sind relativ stark rot gefärbt und zeigen die bekannte Mannigfaltigkeit der Formen. Die Leukoplasten sind ähnlich gefärbt wie die Allinante, sind jedoch durch ihre Größe und meist unregelmäßige Form leicht von den Allinanten zu unterscheiden.

Die Fettröpfchen (Fig. 35) werden meist aus den Präparaten herausgelöst durch die Wirkung des Xylols. Es bleiben dann im Zytoplasma der Größe der Tröpfchen entsprechende kreisrunde Vakuolen zurück, die von einem stärker lichtbrechenden genau kreisförmigen Rand umgeben sind (wohl osmierte peripherische Partie der Fettropfen). Es kann aber auch bei sehr intensiver Färbung und kurzem Waschen mit Xylol und sofortiger Beobachtung der Präparate vorkommen, daß man die Fettropfen tief rot gefärbt noch in den Präparaten vorfindet.

Zimmermann's Fixierung mit alkoholischer Pikrinsäure und Färbung nach Altmann (Zimmermann 1893, S. 12 und 39).

Fixierung. Die Präparate lagen 24 Stunden in einer gesättigten Lösung von Pikrinsäure in absolutem Alkohol und wurden dann gründlich in fließendem Wasser gewaschen.

Färbung. Die Färbung erfolgte nach der Vorschrift von Altmann mit Anilinwasser-Säurefuchsin, nur blieben nach Zimmermann's Vorschrift die Präparate 2—5 Minuten in der Farblösung.

Die ungefärbten, nur fixierten und gewaschenen Präparate. Die Allinante waren stets nur mäßig gut fixiert, relativ stark lichtbrechend, aber mit rauhen Umrissen, ja oft eben so kontrahiert wie bei Alkoholfixierung. Die Fettropfen waren gelöst.

Das gefärbte Material. Die Leukoplasten traten gut hervor, der Kern war stark gefärbt, die Allinante waren gut gefärbt, hoben sich aber von dem relativ körnigen Zytoplasma nicht so gut ab wie bei der Fixierung nach der Methode von Altmann.

Die Mitochondria-Fixierung und Färbung nach Benda (Benda 1913, S. 751, 1901, S. 162 und 1914, S. 18; Oppel 1912, S. 116; siehe auch Rudolph 1912, S. 606; Benda 1911, S. 605; Meves und Duesberg 1908, S. 573).

Fixierungsflüssigkeit: 15 Vol. Chromsäurelösung 1proz., 4 Vol. Osmiumsäure 2proz., ohne Essigsäure oder mit 15 Tropfen Essigsäure auf 100 ccm.

Die Präparate wurden 3 Tage in der Fixierungsflüssigkeit gelassen (8 Tage, wenn man Gewebestücke anwendet), dann 12 Stunden

in fließendem Wasser gewaschen. (Bei Gewebestücken, welche mit dem Mikrotom geschnitten werden sollten, würde hier, wie gewöhnlich, Alkokolbehandlung mit steigender Konzentration, Xylol, Paraffin folgen; im Alkohol soll dabei das Material nicht unnötig lange liegen bleiben).

Färbeverfahren: Die Häutchen kamen zuerst 24 Stunden in eine 4 proz. Lösung von Eisenalaun (Eisenammoniumsulfat), wurden dann mit destilliertem Wasser abgespült und 24 Stunden in eine Mischung aus 1 ccm einer gesättigten wässerigen Lösung von alizarinsulfosaurem Natrium (Kahlbaum) und 90 ccm Wasser gelegt. Danach wurde mit destilliertem Wasser gespült und dann in folgender Farblösung gefärbt:

3 g Kristallviolett in 100 ccm 70 proz. Alkohol; davon 1 Volumen auf 1 Volumen Anilinwasser. Ich benutzte, um sicher zu sein, das richtige Kristallviolett zu erhalten, Benda's haltbare Kristallviolettlösung von Grübler in Leipzig.

Bei der Färbung wurde folgendermaßen verfahren. In ein Schälchen wurde etwas der Lösung gebracht, das Häutchen hineingelegt und 3—5 Minuten so erwärmt, daß Dampf aufstieg, dann wurde noch 3—5 Minuten zur Abkühlung hingestellt.

Das gefärbte Häutchen wurde schnell in destilliertem Wasser abgespült, dann ungefähr 1 Minute in 30 proz. Essigsäure gelegt und schließlich 5—10 Minuten in fließendem Wasser gewaschen.

Das Häutchen wurde dann schnell durch absoluten Alkohol, ferner durch Xylolalkohol und Xylol in Kanadabalsam gebracht.

Nur fixiertes, in Wasser liegendes Präparat. Das Zytoplasma war relativ homogen, die Eiweißante waren vorzüglichst und homogen fixiert. Auch die Leukoplasten waren gut erhalten.

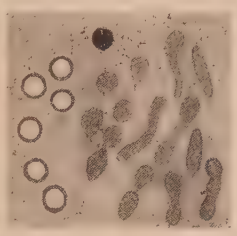


Fig. 35. Nach Altmann's Methode gefärbter Zytoplasmabelag der Außenwand der Epidermiszelle der Oberseite der Zwiebelschuppe von Allium cepa. Oben ein erhaltener, dunkelrotgefärbter Fettropfen. Rechts die Allinante in verschiedener Form. Links die Vakuolen, in denen Fettropfen lagen, mit dem stark lichtbrechenden (Fett-) Rande.

Das mit Eisenalaun und alizarinsulfosaurem Natrium behandelte, in Wasser liegende Präparat. Die Allinante waren schwach aber deutlich gefärbt.

Das fertig gefärbte, in Kanadabalsam liegende Material. Färbt man schwächer und behandelt man nur kurz mit Essigsäure, so findet man die Kerne rot gefärbt und in ihnen die Nukleolen und eine größere Zahl (ungefähr 25) von größeren Körnchen sehr dunkel gefärbt, die übrigen Körnchen des Kerns schwächer. Die Allinante sind dann deutlich, aber schwach gefärbt.

Bei passender längerer und intensiverer Färbung mit Kristallviolett und kurzer Behandlung mit Essigsäure und Alkohol können die Eiweißante tief violett werden, so daß sie bei ganz offener Blende und Anwendung von homogener Immersion $^1/_{12}$ sehr

scharf hervortreten. Die Kerne sind dann meistens noch etwas rotviolett. Die Leukoplasten sind gefärbt wie die Allinante.

Die Chondriosomen-Färbung nach Meves (1907/1908).

Ich fixierte nach der bei der Benda-Färbung benutzten Methode, bettete in Paraffin ein und stellte Schnitte von 10 Mikrom. Dicke her. Gefärbt wurde nach der Eisenhämatoxylinmethode, wie sie in meinem Praktikum (1915, S. 200) beschrieben ist. In der Eisenalaunlösung wurde 48 Stunden gebeizt, dann wurde mit Wasser kurz abgespült und in die Hämatoxylinlösung gestellt, in welcher die Präparate 48 Stunden verblieben. Differenziert wurden die Präparate ungefähr 1 bis 6 Minuten in der Eisenalaunlösung. Schon in eine Minute lang differenzierten Präparaten traten Trophoplasten und Allinante hervor. Es war aber in diesen Präparaten das Zytoplasma noch relativ blau und homogen. Man sah im Wandbelag die Gruppen kleiner Vakuolen und äußerst feine Fädchenstrukturen aus Zytoplasma. In länger differenzierten Präparaten war das Zytoplasma ganz hellblau bis fast farblos und erschien homogen. Die Substanz der Trophoplasten, welche rundlich bis sehr lang fadenförmig waren, war anscheinend gleich stark blau gefärbt, so daß die Trophoplasten infolge ihres größeren Volumens meist dunkler als die Allinante erschienen (Fig. 36). Der Kern war in dem am längsten differenzierten Präparat immer noch fast schwarz und homogen, wo er in Scheiben zerschnitten war, traten in der heller blau gefärbten Grundmasse dicht angeordnete Körner hervor, welche viel dunkler als die Allinante und etwas kleiner als diese waren. Sehr häufig fanden sich im Zytoplasma meist dunkler als die Trophoplasten gefärbte Fettropfenringe vor.

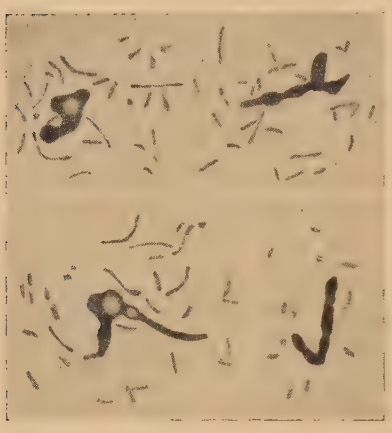


Fig. 36. Nach Meves gefärbte Allinante und Leukoplasten aus dem Wandbelag der Parenchymzellen der Zwiebelschuppen von Allium cepa. Vergr. 2000.

Zu beachten ist, daß die Beschreibung sich meist nicht auf die Epidermis, sondern auf das Parenchym der Zwiebelschuppen bezieht.

Biologie der Allinante von Allium.

Die Allinante der Zwiebel werden, wie die Eiweißkörper überhaupt, von den Zellen relativ festgehalten. Will man sich über die Lösung und Auswanderung der Allinante der Speicherschuppen der Zwiebel unterrichten, so muß man die Spitzen der Zwiebelschalen untersuchen, da die Entleerung der Zwiebelschalen von der Spitze nach der Basis hin erfolgt und eine sehr auffallende Lösung der Allinante nur dort zu konstatieren ist, wenn es auch gelingt, sich zu überzeugen, daß die Menge der Allinante in den äußeren

Zwiebelschalen austreibender Zwiebeln im allgemeinen geringer ist als in den inneren. Freilich ist das Schwinden der Allinante aus der Spitze der Zwiebelschuppen nach der Basis zu kein eindeutiger Beweis dafür, daß die Allinante Reservestoffe sind, da in der Spitze der Zwiebelschuppen zuletzt die Lösung des ganzen Protoplasten und die Umwandlung der Speicherschuppe in eine trockene protoplasmaleere Schutzschuppe stattfindet. Untersucht man die oberseitige Epidermis einer Speicherschuppe einer gesunden, in Wasserkultur zum Treiben gebrachten Zwiebel, deren Laubblattspreiten ungefähr 20 Zentimeter lang sind, indem man das abgezogene Epidermishäutchen in Jodosmiumsäure einlegt, so kann man feststellen, daß sich im allgemeinen die Allinante so schnell lösen wie die Fettropfen, ein wenig früher als die Leukoplasten und viel früher als die Kerne.

Man untersucht die Epidermis der unter der bräunlich und trocken gewordenen Endregion der Zwiebelschalen liegenden, schon durchscheinend gewordenen Region und im Vergleich dazu die Epidermis der noch weißen und fleischigen basalen Partie. Ganz oben sind die Zellen alle frei vom Protoplasten, dessen letzte Reste man hie und da in Form von Zytoplasmafädchen findet, welche ein paar Fettröpfchen enthalten. Etwas weiter unten findet man eine Region, in welcher leere Zellen mit solchen gemischt sind, welche noch den Protoplasten enthalten. Beide Arten liegen meist anscheinend ganz unvermittelt nebeneinander. Sieht man genau nach, so findet man jedoch vorzüglich folgende Verschiedenheiten der Protoplasten. Der Protoplast enthält: a) homogenen Kern mit relativ kleinem, selten mit völlig geschwundenem Kernkörperchen, reichlich Fettropfen, gut erhaltene Leukoplasten, gegenüber den Zellen der Epidermis der noch opaken Teile der Speicherschuppe schon wenige und kleine Allinante; b) Kern wie bei a, mäßig viel Fett, noch erhaltene Leukoplasten mit ganz wenig Allinanten; c) Kern wie vorher, sehr wenig Fettropfen und keine Allinante, auch nur Reste der Leukoplasten.

In der transparenten Region liegt gewöhnlich noch eine kleine Menge von Zucker.

Die Allinante von Polygonatum latifolium.

Die Parenchymzellen des Rhizoms enthalten in den Wintermonaten in ihrer zentralen Zellsaftvakuole viel wasserlösliches Kohlehydrat. Die Leukoplasten sind häufig rundlich und besitzen dann einen Durchmesser von ungefähr 3 μ. Selten nehmen sie unregelmäßige bis lang fadenförmige Gestalt an. Die Allinante sind in den verschiedenen Internodien des Rhizoms in verschiedener Menge enthalten. Am ärmsten an Allin waren die ältesten Internodien, am reichsten das direkt unter der Endknospe liegende Internodium. In den älteren Internodien waren die Allinante oft rundlich und besaßen meist einen Durchmesser von 0,6 bis 1 μ, wenn sie stabförmig waren, so überstieg ihre Länge 1,5 μ meist nicht. Im jüngsten Internodium fand ich oft zahlreiche fadenförmige Allinante von 16 μ Länge.

Die Ante wurden hier mit einem Reagens nachgewiesen, welches ich als Jodosmiumsäure bezeichnen will: Osmiumsäure 0,5 g, Jodkalium 0,1 g, Jod 0,3 g, Wasser 25 g. Das Reagens fixiert die Allinante sehr gut und färbt sie bräunlich, so daß die Gebilde, ebenso wie die Leukoplasten, gut zu beobachten sind. Von weiteren mikrochemischen Reaktionen habe ich nur die folgenden angestellt:

Ammoniak 10%: Unlöslich.

Kalilauge 2%: Löst sofort.

Chloraljod: Wenn man wegen des Schleimes erst mit Jodkalium behandelt, dann Chloraljod hinzufügt, so lösen sich die Allinante nicht, verquellen nur etwas. Das Fett löst sich. Das Reagens wirkt ungünstig, weil es den Protoplasten leicht kontrahiert.

Schwefelammonium: Färbt graubläulich.

Meves-Färbung: Wenn das Zytoplasma gerade fast farblos geworden ist, blau gefärbt. Kerne mit tiefschwarzem Kernkörper und ebenso gefärbten Körnchen. Fettropfen schwarz.

Physiologischer Versuch.

Am 15. 12. 1915 wurde ein 5,5 cm langes, aus sieben längeren und zwei dicht unter der Endknospe liegenden kurzen Internodien bestehendes Endstück eines blühreifen Rhizomes von Polygonatum latifolium in mit stickstoffreier Nährlösung durchtränkten Quarzsand eingepflanzt und bei 22 Grad Celsius kultiviert. Am 20. 1. 16 hatte die Endknospe einen kümmerlichen 24 cm langen Blütenstand mit 15 gut entwickelten, aber relativ kleinen Blüten getrieben, auch nur drei kleine Würzelchen. Trotz der geringen Leistung des Rhizoms waren die Zahl und Masse der Allinante in den drei ältesten Internodien des Rhizomstückes relativ gering. Nach vorn zu nahm der Reichtum an Fett und Allinanten zu. In den vordersten kurzen Internodien enthielten die Leukoplasten teilweise Stärke und die Masse der Allinante war größer, doch nicht so groß als die eines gleichen Rhizomstückes, welches nicht getrieben worden war. Es war durchaus zu erkennen, daß in dem Rhizom der getriebenen Pflanze die Menge der Allinante vermindert worden war, wenn auch selbst die ältesten Rhizomteile noch Allinante in einiger Menge enthielten. Die Pflanze eignet sich zum Treiben verhältnismäßig schlecht.

Sehr gut läßt sich Convallaria majalis treiben, aber leider gelang mir die sichere Nachweisung der Allinante in den lebenden Zellen des Rhizoms sowohl bei Anwendung der Jodosmiumsäure als auch der Mevesfärbung nicht. Keinesfalls lassen sich die Allinante so leicht in dem Rhizom auffinden, daß man quantitative Prüfungen vornehmen kann.

Die Allinante der Dikotyledonen.

Die Allinante des Zytoplasmas von Mesembryanthemum linguiforme L.

Zur Untersuchung benutzt man am besten die inneren Zellen des Assimilationsparenchyms der Oberseite des Laubblattes. Der Protoplast dieser Zellen enthält einen Zellkern von ungefähr

10 μ Durchmesser mit einem Kernkörperchen, zahlreiche Chromatophoren von ungefähr 5 bis 6 μ Durchmesser und Allinante, die, wenn sie rundlich sind, einen Durchmesser von 0,2 bis 1,7 μ haben, wenn sie gestreckt sind 0,4 bis 2 μ dick und 1,5 bis 15 μ lang sind. Die Chloroplasten sind stärkefrei, enthalten dagegen mehr oder weniger reichlich Öltropfen, die alkohollöslich sind. Die Allinante sind meist rundlich, selten trifft man kürzer oder länger stabförmige oder durch das Zytoplasma des Wandbelages unregelmäßig ausgebreitete oder ausgezogene Ante. Die stabförmigen krümmen sich im Wandbelag häufig, so daß man sieht, daß sie weich sind. Im allgemeinen scheinen die Ante aus einer etwas weniger zähflüssigen Substanz zu bestehen als die Allinante von Allium. In Fig. 37 sind verschiedene Formen der Allinante von Mesembryanthemum nach dem lebenden Material dargestellt.

Formol, Formaldehydlösung von 38 Volumenprozent: Setzt man das Reagens seitlich dem unter Deckglas in Wasser liegenden Präparat zu, so bleiben meist die Trophoplasten und die Allinante gut erhalten; werden aber die Chloroplasten nicht gut fixiert, so erhalten die rundlichen Allinante oft eine zentrale Höhlung, infolge zu langsamer Fixierung. Zehn Minuten mit Formol fixierte Allinante lösen sich schon nicht sofort mehr in Kalilauge von 2 Proz., quellen nach einiger Zeit aber noch etwas auf.

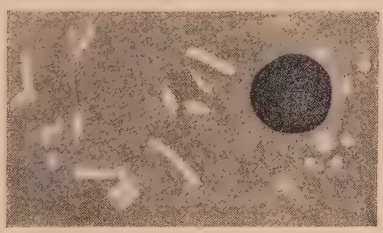


Fig. 37. Allinante von Mesembryanthemum und ein Chloroplast nach lebendem Material bei halbhoher Einstellung der Ante dargestellt. Vergrößerung 2100.

Pikrinsäure, gesättigte wässerige Lösung: Legt man die Schnitte direkt in das Reagens, so werden alle Allinante fixiert, teilweise allerdings unter schwachem Hohlwerden. Auch die Stäbchen werden meist etwas rauh. Wäscht man schnell mit Wasser, so bleiben die Allinante schön gelb gefärbt.

Salpetersäure, 3proz.: Meist tritt glatte Fixierung ein, wenn man den lebenden Schnitt direkt in das Reagens legt. Man kann die fixierten Ante durch Zusatz von Säuregrün-Lösung färben.

Salpetersäure, 33proz.: Legt man mit Alkohol fixierte und zur Entfernung der im Schnitt gebildeten Kristalle mit 5proz. Salzsäure gewaschene Schnitte direkt in die Salpetersäure, so färben sich die Chloroplasten bald gelb, während die Allinante, welche sich nicht verändert haben, selbst nach 3 Stunden ungefärbt erscheinen.

Jodjodkalium: Fixierung, die nicht besonders gut ist, da oft Hohlkugeln aus den Allinanten entstehen, und Braunfärbung.

Osmiumsäurelösung, 0,4proz.: Setzt man das Reagens seitlich zum Präparat hinzu, so tritt sofort Fixierung ein. Die Form der Allinante bleibt sehr gut erhalten. Die Chloroplasten werden homogen fixiert; ihre Autoplastensekretropfen färben sich bald braun. Setzt man Pikrinsäure zum Präparat, so färben sich die Allinante intensiv gelb. Ponceaulösung färbt darauf nur schwach rötlich.

Chloraljod: Setzt man Chloraljod zu dem in Wasser liegenden Präparat seitlich hinzu, indem man zugleich das Wasser schnell absaugt, so lösen sich die Öltropfen der ganz homogen werdenden Chloroplasten. Die Allinante werden etwas kontrahiert, nach einiger Zeit nehmen sie ihre normale Größe wieder an.

Koagulation: Die Allinante werden beim Aufkochen mit schwach essigsaurem Wasser koaguliert. Nicht selten werden dabei die rundlichen Ante ringförmig. In 2proz. Kalilauge verschwinden die koagulierten Allinante durch Quellung, sind jedoch nach kurzer Einwirkung noch nicht gelöst, denn sie erscheinen wieder, wenn man das Präparat in Jodjodkalium legt.

Absoluter Alkohol: Werden die lebenden Schnitte in den Alkohol gelegt und dann in Alkohol untersucht, so erscheinen sie stark lichtbrechend. Legt man die Schnitte einige Zeit in Pikrinsäure und wäscht man sie schnell mit Wasser, so treten die Allinante gelb gefärbt hervor.

Kalilauge, 2proz.: Setzt man das Reagens seitlich zu dem in Wasser liegenden Präparat hinzu, so ziehen sich die Chloroplasten meist zuerst etwas zusammen, um dann plötzlich aufzuquellen ohne sich zu lösen. Dann quellen auch die Allinante meist plötzlich und lösen sich sofort. Geschieht das nicht, so brauchen sie unter Quellung und wieder Dichterwerden ungefähr 10 Minuten zur Lösung. Wahrscheinlich hängt das mit dem verschiedenen Verhalten des Zytoplasmas zusammen, welches im ersteren Fall wohl an der Stelle der Vakuolenbildung platzt. Nach Zusatz von Jodjodkalium erscheinen die gelösten Allinante nicht wieder.

Natriumphosphat, gesättigte Lösung: Legt man einen Schnitt direkt in das Reagens unter Deckglas und schließt dieses mit Harzkitt ab, so treten die Allinante gut hervor, ohne ihre Lichtbrechung wesentlich zu verändern. Die Zelle bleibt länger als 30 Minuten am Leben. Nach 24 Stunden glaube ich die Allinante noch gesehen zu haben in den Zellen.

Ammoniak, 10proz.: Die Chloroplasten werden durchsichtig, ihre Öltropfen treten stark hervor; nach 30 Minuten sind die Chloroplasten sehr zart, fast unsichtbar, entfärbt. Die Allinante quellen und werden bald gelöst.

Schwefelammonium, mit dem Zehnfachen an Wasser verdünnt: Ich konnte keine Graufärbung beobachten.

Eau de Javelle: Die Allinante in Alkohol fixierter Schnitte lösen sich schnell, ebenso die Chloroplasten.

Trypsin: Die Schnitte wurden 45 Minuten in Jodjodkalium fixiert, dann 4 Stunden mit Wasser gewaschen. Sie wurden mit Trypsin unter ein Deckglas gebracht, und dieses wurde mit Harzkitt abgeschlossen. Das Präparat wurde bei gewöhnlicher Temperatur liegen gelassen. Nach 4 Stunden war der Kern gelöst, die Chloroplasten etwas angegriffen, die Allinante etwas gequollen. Nach 7 Stunden waren die Chloroplasten stärker angegriffen, die Allinante schon undeutlicher, aber nicht gelöst. Gekochte und mit Jod behandelte Muskelfasern brauchten unter gleichen Umständen viel mehr als 20 Stunden zur Lösung, lösten sich aber bei 40 Grad nach 20 Stunden völlig.

Trypsin: Die Schnitte wurden auf dem Objektträger in Wasser aufgekocht; dann mit Trypsin unter Deckglas eingeschlossen. Zuerst wurde das Präparat bei 20 Grad gehalten und beobachtet. Nach 6 Stunden war der Kern bis auf den Nukleolus gelöst. Nach 24 Stunden war der Kern völlig gelöst, die Allinante verblaßt, aber nicht völlig gelöst, die Chloroplasten angegriffen. Das Präparat wurde dann im Mikroskop-Wärmeschrank auf 40 Grad erwärmt. Nach 24 Stunden langem Erwärmen auf 40° waren die Chloroplasten sehr stark angegriffen, die Allinante noch nicht völlig gelöst.

Pepsin: Mit Alkohol fixierte Präparate wurden mit Pepsin unter Deckglas eingeschlossen und bei 40 Grad beiseite gelegt. Nach 7 Stunden waren die Allinante noch als stark lichtbrechende Gebilde zu erkennen. Die Kerne und die Chloroplasten waren wenig angegriffen. Auch nach 20 Stunden waren die Allinante noch aufzufinden und nicht gequollen. Der Kern mit dem Nukleolus und die Chloroplasten hatten sich kaum verändert.

Fixierung und Färbung nach Meves. Kern und Chloroplasten waren sehr dunkel, die Allinante waren weniger intensiv gefärbt, aber doch bedeutend kräftiger als das Zytoplasma. Die Figg. 38 und 39 geben die relative Kraft der Färbungen wieder. Die gefärbten Ante erschienen, wenn sie klein waren, oft völlig homogen, bei relativ dunkler Färbung, wenn sie groß waren, zeigten sie meist eine hellere Mitte. Auch in den großen gestreckten Anten war die innere Masse oft auffallend heller gefärbt als die periphere und außerdem traten häufig rundliche, hellere Streifen in ihnen auf. Es ist also die Masse dieser Ante nicht homogen; wahrscheinlich bestehen die helleren Stellen aus weniger dichter Substanz.

Die Allinante der Moose.

Rudolph (1912, S. 622) hatte Sproßspitzen von Mnium cuspidatum, die er anscheinend nach Benda gefärbt hatte, vergeblich auf „Chondriosomen“ untersucht. Sapehin (1913 b, S. 323) sagt dagegen: „»Regaud« und »Flemming stark« fixieren die Gebilde auch bei Moosen ganz gut. Ich habe die Chondriosomen in allen von mir bis jetzt untersuchten Laubmoosen (Polytrichum, Funaria, Bryum, Mnium) in einer Unzahl gefunden. In fast allen Zellen des Gameto- wie des Sporophyten und in erster Linie in den Zellen des Protonemas, in der Scheitelzelle des Stengels, in den ovo- und spermatogenen Geweben, in der Scheitelzelle des Embryos, im Sporogon, in den Archesporzellen und in der Spore —

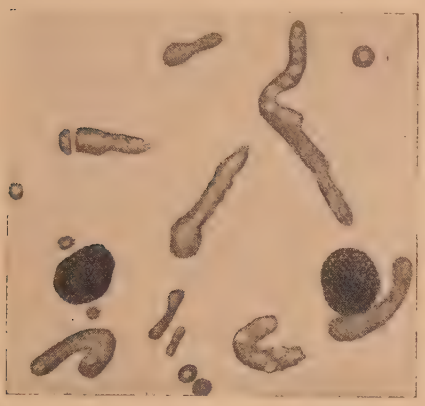


Fig. 38. Allinante aus dem Assimilationsparenchym ⅔ von Mesembryanthemum linguiforme. 2 Chromatophoren von Allinanten, die aus verschiedenen Zellen zusammengesucht sind, umgeben. Alles bei genau mittlerer Einstellung nicht körperlich. Eisenalaun 2 Tage, Hämatoxylin 2 Tage, Differenzierung 60 Sekunden. Vergrößerung 2100.

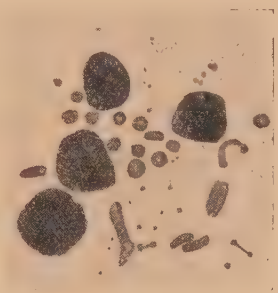


Fig. 39. Allinante von Mesembryanthemum linguiforme. 4 Chromatophoren aus dem Plasmabelag einer Zelle des Assimilationsparenchyms mit den ihnen benachbarten Allinanten, genau nach der Natur gezeichnet. Mittlere Einstellung. Präparate 7 Stunden mit Wasserstoffsuperoxyd behandelt, Eisenalaun 2 Tage, Hämatoxylin 2 Tage, Differenzierung 60 Sekunden. Vergrößerung 2100.

überall finden sich auch Chondriosomen hauptsächlich in der Form von Mitochondrien, doch oft auch als Chondriokonten oder Chondriomiten.“

Scherrer fand „Chondriosomen“ bei Anthoceros Husnoti in den Scheitelzellen des Thallus des Gamophyten niemals; sie traten erst da auf, wo die Grenzen der Segmente sich zu verwischen beginnen (1913, S. 496; 1914, S. 10). „In günstigen Fällen lassen sich in den jüngsten noch ungeteilten Segmentzellen neben den Chromatophoren die ersten Chondriosomen nachweisen, als äußerst zarte, gestreckte oder gekrümmte Fädchen, untermischt mit feinen Mitochondrien“ (siehe Fig. 40). Über das Verhalten der Chondriosomen bei den weiter folgenden Zellteilungen sagt Scherrer (S. 10): „Von einer Chondriokinese, d. h. einer bei der Zellteilung eintretenden Lageveränderung der Chondriosomen, zum Zwecke

einer massengleichen Verteilung auf die Tochterzellen, ist keine Spur wahrzunehmen.“ Auch bei der Teilung älterer Zellen, bei welcher Chondriosomen stets erhalten bleiben, ließ sich eine Chondriokinese nicht nachweisen. Die Chondriosomen blieben wie in der ruhenden, so auch in der sich teilenden Zelle unregelmäßig gelagert.

In den jungen Geweben nehmen Zahl und Größe der Chondriosomen der Einzelzellen erst zu (S. 11), um bei weiterer Ausbildung der Gewebe wieder abzunehmen; aber niemals schwinden die Chondriosomen völlig. Eine größere Menge von Chondriosomen stellt sich erst wieder in den Zellen ein, welche einen Sporogonfuß umgeben. Sie sind dort als längere homogene, manchmal an einem oder an zwei Enden etwas angeschwollene Fäden entwickelt (siehe Fig. 41).

Auch die Zellen, welche an die häufig im Thallus vorkommenden Nostoc-Kolonien grenzen, sind reich an Chondriosomen. In den sehr kleinen Spermatiden hat er Chondriosomen nicht mit Sicherheit sehen können (S. 18), wohl aber fand er sie im Ei in größerer Anzahl (S. 19).

Fig. 40. Scheitelzelle des Thallus von Anthoceros Husnoti, in welcher niemals Allinante vorkommen. *Chr*, Chromatophor *n* Zellkern. Nach Scherrer 1914, Taf. I, Fig. 3).

Im Sporophyten findet man die Chondriosomen im allgemeinen von den ersten Teilungen des befruchteten Eies an in den Zellen. Die meisten und größten Chondriosomen enthalten die Zellen des Sporogonfußes, die der interkalaren Meristemschicht und des unteren Teiles der Theka (S. 13).

Dagegen fehlen die Chondriosomen den Sporenmutterzellen (S. 22). „Die Sporenmutterzellen weisen im Zwei- und Vier-Chloroplastenstadium, d. h., wenn sie ihre definitive Größe erreicht haben, keine Chondriosomen mehr auf.“ Nachdem der Kern den doppelten Teilungsschritt ausgeführt hat, erscheinen im Zytoplasma mehr und mehr tropfenförmige und ringförmige Gebilde, welche sich anfänglich schwach, erst in den Sporenzellen deutlich färben. Es sind das meiner Meinung nach rundliche, anfangs substanzärmere und teilweise etwas verquollene Chondriosomen, wie man sie ja auch sonst häufig findet.

Von Anzeichen dafür, daß sich die Chondriosomen durch Teilung vermehren, hat Scherrer nichts gesehen. Er ist der Überzeugung, daß sie sich nicht durch Teilung vermehren.

Über die biologische Bedeutung der Chondriosomen von Anthoceros sagt er (S. 25) folgendes:

„Da bei Anthoceros die Chondriosomen weder das der Chromatophorenbildung, noch anderen Differenzierungsprozessen (Anlage von Geweben, Bildung von Fettkörnern usw.) „zugrunde liegende materielle Substrat“ darstellen und sich doch konstant in allen Zellen des Gameto- und Sporophyten finden, mit Ausnahme der Scheitelzelle, der ausgewachsenen Sporenmutterzellen und der Sporen, so legt das den Gedanken nahe, daß den Chondriosomen doch irgendeine Bedeutung im Leben der Pflanze zukommen müsse.

Anhaltspunkte für die Annahme einer Funktion liegen z. B. in den bereits betonten auffallenden Unterschieden des Chondriosomengehaltes und der Chon-

driosomenausbildung bestimmter Zellen und Gewebe von Anthoceros vor. Wie wir gesehen haben, ist diese Erscheinung besonders ausgeprägt in den Zellen des Sporogonfußes, den diesen benachbarten oder in der Umgebung der Nostoc-Kolonien gelegenen Thalluszellen und in den durch intensives Wachstum ausgezeichneten Sporenmutterzellen. Durch Chondriosomenreichtum zeichnen sich ferner die Zentralzellen aus, durch besonders große Chondriokonten die befruchtungsfähigen Eizellen. Alle diese Zellen sind charakterisiert durch intensive Stoffwechselvorgänge. Vom Thallus zum Sporogon findet ein reger Stofftransport statt, wahrscheinlich desgleichen von dem Thallus zu den Nostoc-Zellen und umgekehrt. Die Sporenmutterzellen erfahren eine enorme Größenzunahme: nach der Erreichung der definitiven Größe verschwinden die Chondriosomen. Die Zentralzelle wächst vor ihrer Teilung, die Eizelle vor der Befruchtung beträchtlich heran. Dieses Zusammenfallen vermehrter Stoffwechseltätigkeit mit der Anhäufung und speziellen Ausbildung der Chondriosomen ist so häufig, daß es nicht zufällig sein kann. Ich stehe deshalb nicht an, diese beiden Erscheinungen in ursächlichem Zusammenhang miteinander zu bringen und den Chondriosomen von Anthoceros eine ernährungsphysiologische Bedeutung zuzumessen."

Von mikrochemischen Reaktionen untersuchte Scherrer nur das Verhalten der mit essigsäurearmer Flemming'scher Lösung fixierten Chondriosomen gegen Essigsäure von 5 bis 100 Proz. Essigsäuregehalt, bei 12 bis 48 stündiger Einwirkung. Die Chondriosomen blieben ungelöst und färbbar. Die „Chondriosomen" der Moose scheinen Allinante zu sein. Ich habe die Mikrochemie der Allinante von Polytrichum studiert und sie mit der der Monokotyledonen-Allinante übereinstimmend gefunden.

Fig. 41. Thalluszelle aus der unmittelbaren Nähe eines Sporogonfußes mit großen Allinanten. (Nach Scherrer 1914, Taf. I, Fig. 6).

Die Allinante des Protonemas von Polytrichum commune.

Die Zellen des Protonemas sind ungefähr 12 bis 18 μ dick. Das einen zarten Wandbelag bildende Zytoplasma umschließt eine große Zentralvakuole, welche nur selten von zarten Zytoplasmasträngen durchzogen wird. Der Kern (siehe Fig. 42) mit großem Kernkörperchen besitzt einen Durchmesser von ungefähr 4,5 μ, die locker im Wandbelag verteilten, meist elliptischen und beiderseits zugespitzten Chromatophoren, wenn sie abgerundet sind, einen solchen von ungefähr 3,2 μ. Die Allinante kommen gegenüber dem Verhältnis bei der Epidermiszelle der Speicherschuppen der Zwiebel in nur geringer Zahl in den Zellen vor. Sie sind rundlich bis kurz oder etwas länger stab- oder fadenförmig, manchmal auch gekrümmt. Die Größe der rundlichen Allinante schwankt zwischen 0,5 bis 1,7 μ. Die längsten Fäden sind ungefähr 4 μ lang und 0,3 μ dick. Sie erscheinen etwas verschieden stark lichtbrechend.

Bei den folgenden mikrochemischen Reaktionen wurden, soweit nichts anderes bemerkt ist, die Reagentien den in Wasser unter Deckglas liegenden Objekten seitlich, unter Absaugen des Wassers, zugesetzt.

Alkohol, absoluter: Direkt in absoluten Alkohol gelegt. Die Ante sind gut erhalten und treten auch nach Zusatz von Wasser gut hervor. Pikrinsäure färbt sie gelb. Koagulation. (Das Wasser enthielt auf 100 ccm 5 Tropfen 3proz. Essigsäure.) Kern, Chloroplasten und Ante gut erhalten, auch die fadenförmigen nicht auffallend verändert.

Jodjodkalium: Erhält auch die fadenförmigen Allinante gut in ihrer Gestalt und färbt sie braun.

Jodosmiumsäure: Erhält die Allinante sehr gut und macht sie deutlich sichtbar durch die Braunfärbung.

Formol, 35 Gewichtsproz., frisch bereitet: Hebt den Protoplasten durch Kontraktion desselben von der Membran ab, macht die Chloroplasten homogen und erhält die Allinante in ihrer Form.

Salpetersäure, 3proz.: Der Protoplast wird ebenfalls kontrahiert, auch die Chloroplasten schrumpfen etwas. Die Allinante werden stärker lichtbrechend und bleiben in ihrer Gestalt erhalten.

Kalilauge, 2proz.: Wird die Kalilauge zu den mit Jodjodkalium gefärbten Präparaten hinzugesetzt, so werden die Allinante sofort gelöst, so schnell, daß selbst die Jodfärbung der in den Chloroplasten enthaltenen Stärkekörnern noch nicht verschwunden zu sein braucht, wenn Lösung eintritt.

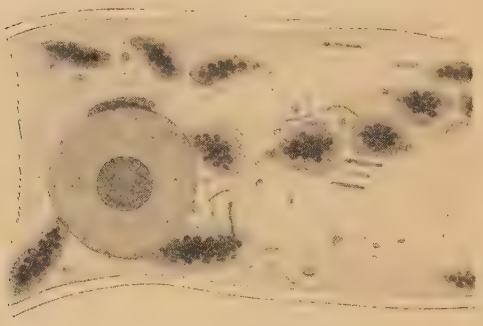


Fig. 42. Teil einer Assimilationszelle des Protonemas von Polytrichum commune mit Kern, stärkekornhaltigen Chloroplasten und Allinanten, mit Jod-Osmiumsäure behandelt, so daß die Stärkekörner blau, die Allinante braun gefärbt waren. Vergr. 2000.

Ammoniak, 10 proz.: Das Präparat wurde vor dem Zusatz des Reagens mit Jodjodkalium gefärbt und dann wieder ausgewaschen. Es tritt bei Zusatz des Ammoniaks sofort Lösung der Ante ein, ehe die Chloroplasten merklich verändert werden.

Schwefelammonium, 10fach verdünnt: Nach 5 Minuten langer Einwirkung sind die Allinante deutlich grau gefärbt.

Eau de Javelle: Die mit Jodjodkalium gefärbten Allinante verquellen und lösen sich schnell, während die Chloroplasten noch längere Zeit erhalten bleiben.

Neutralrot: Färbt die Ante der lebenden Zellen.

Pepsin, bei 40 Grad: Mit absolutem Alkohol fixiertes Material wurde mittelst Harz unter Deckglas in Pepsin eingeschlossen und im Mikroskopwärmschrank bei 40 Grad ein Allinant mit dem System $^1/_7$ von Zeiß fortgesetzt beobachtet. Es blieb 24 Stunden erhalten, während die Grundmasse der Chloroplasten sehr stark angegriffen war, die Stärkekörner selbstverständlich unverändert geblieben waren.

Trypsin, bei 20 Grad: Mit Alkohol fxiertes Material mit Trypsin unter Deckglas eingeschlossen. Nach 1 Stunde war ein im Auge behaltenes Allinant etwas verblaßt. Nach 20 Stunden war das Ant noch nicht völlig gelöst. Die Chloroplasten waren sehr stark angegriffen.

Kritische Besprechung der wichtigsten Schriften über die Allinante und die „Chondriosomen" der Pflanzen.

Es war Meves (1904), welcher die Frage nach den Chondriosomen der Pflanzenzelle anregte. Er färbte mit seiner Eisenhämatoxylinmethode Fäden in den Tapetenzellen, welche die Pollenfächer jugendlicher Antheren von Nymphaea alba auskleiden. Seine Abbildung ist in Fig. 43 wiedergegeben. Er sagt davon S. 285: „Diese Fäden können nun auf Grund ihres Aussehens und ihrer

Färbung nicht wohl etwas anderes sein, als die von tierischen Zellen bekannten Chondriomiten."

Meves durfte diese Ante als Chondriomiten bezeichnen, denn die tierische Histologie versteht bis heute (1915) (siehe auch Duesberg, 1911, S. 598) unter Chondriosomen-Mitochondrien (Benda, 1898), Chondriosomen-Körnchenkörper (Meves), Plastochondrien, Plastosomen (Meves), Plastokonten (Meves), Chondriomiten-Körnchenfäden (Benda), Chondriorhabden, Chondriosphären (Benda), Chondriokonten-Körnchenstangen (Meves) (siehe auch Meves, 1914, S. 297 und 1915b, S. 301) hauptsächlich im Zytoplasma liegende rundliche, seltener längliche Körner oder kurze Stäbe oder zu Fäden angeordnete Körner oder homogene gewundene und gekrümmte Fäden der tierischen Zelle, welche sich nach der Methode von Benda dunkelviolett oder der von Meves blauschwarz färben, ja auch noch solche, welche sich nach anderen, ähnlichen Methoden färben lassen.

Durch Meves' Mitteilung angeregt, haben dann noch andere Histologen nach Gebilden gesucht, welche nach der gegebenen Definition als Chondriosomen bezeichnet werden dürfen und haben solche auch gefunden. Es fragt sich nun, was für Gebilde sich unter diesen „Chondriosomen" verbergen, vorzüglich fragt es sich, ob unter ihnen auch Allinante vorkommen.

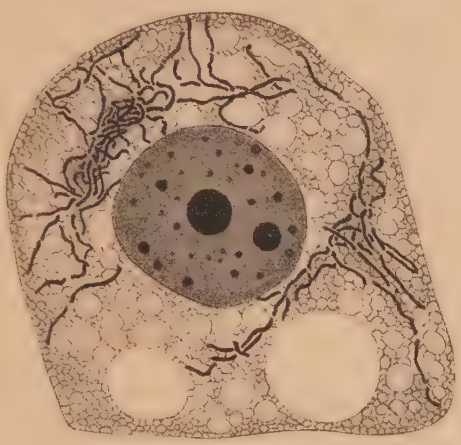


Fig. 43. Nach Meves, Berichte der Deutschen botanischen Gesellschaft. 1904, Bd. 22, aus Taf. XVI, Fig. 1.

Die auf Chondriosomen untersuchten pflanzlichen Objekte wurden, wie es der Definition entspricht, vorzüglich nach den Methoden von Benda, Meves und Regaud fixiert und gefärbt. Wir wollen diese Methoden hauptsächlich mit Rücksicht auf ihr Verhalten zu den Allinanten besprechen.

Die Chondriosomen-Fixierung und -Färbung nach Benda (1901, S. 162).

Die Benda-Methode, welche schon auf S. 30 genau beschrieben wurde, ist ebensowenig wie andere zur deutlichen Sichtbarmachung der „Chondriosomen" von Botanikern und Zoologen benutzten Methoden eine für ein bestimmtes Organ oder ein bestimmtes ergastisches Gebilde allein charakteristische, also „spezifische" Methode. Das gibt auch Benda für seine „Chondriosomen" zu, wenn er (1914, S. 29) sagt: „Wenn ich auch nicht in Abrede stellen kann, daß hin und wieder bei geringerer Differenzierung auch die Sekretgranula ähnlich gefärbt sind" wie die Chondriosomen.

Bei der Methode der Färbung nach Benda wird zuerst das schon mit Osmiumsäure verbundene Material, welches auch Chrom-

säure zurückhalten kann, mit Eisen gebeizt, dann mit Alizarin gefärbt. Das Eisenalizarin dient wieder als Beize für das Kristallviolett. Dieses wird zuletzt durch Essigsäure aus den verschiedenen Gebilden des Protoplasten mehr oder weniger ausgezogen, auch noch durch den Alkohol teilweise extrahiert. Man kann mit dieser Methode sehr verschiedene Ante der tierischen Zelle dunkelviolett färben, so die Kerne, die Chromosomen, die Querscheiben der quergestreiften Muskelfibrillen, manche Sekretante. In den pflanzlichen Zellen färben sich Kerne, Trophoplasten, Allinante und selbst das Zytoplasma. Alle diese Gebilde werden dann mehr oder weniger verschieden schnell von der dunkelvioletten Farbe befreit. In den pflanzlichen Zellen entfärben sich im allgemeinen Kern und Zytoplasma relativ schnell, Trophoplasten und Allinante relativ langsam und dabei ziemlich gleichartig. Rudolph (1912, S. 606) sagt von der Benda-Methode: „Man erhält dann nach richtiger Differenzierung das Zytoplasma licht gelbrötlich, Nukleolus und Chromosomen tief rot, Chromatophoren und Chondriosomen violett gefärbt, letztere beide aber je nach dem Volumen wieder in verschiedener Intensität, also eine viel vollkommenere Kontrastwirkung, als bei der Hämatoxylinfärbung.“ Und S. 615 sagt er: „Die verschiedene Korngröße der einzelnen Chromatophoren und Chondriosomen hat übrigens oft große Unterschiede in der Intensität und dem Ton der Färbung zur Folge, je nach der verhältismäßigen Dauer von Färbung und Differenzierung. So sind manchmal an einzelnen Zellpartien überhaupt nur die Chromatophoren gefärbt, wo andere Schnitte an gleicher Stelle deutliche Chondriosomen zeigen und umgekehrt. Damit erklären sich wohl manche Widersprüche an früheren Beobachtungen.“

Wenn man bei tierischen Zellen oft versucht und verändert, so kann man es dahin bringen, daß gerade die Ante, welche die verlangte Form der Chondriosomen haben, stark violett gefärbt bleiben, die anderen in dem Protoplasten vorkommenden Ante nicht wesentlich violett mehr sind. In solchen „gelungenen“ Präparaten sind dann die Färbungen die von Rudolph angegebenen. Benda sagt von seiner Methode (1914, S. 19): „Die Mitochondrienfärbung ist weit schwieriger als eine Kernfärbung, aber wenn sie gelungen ist, so ist nichts anderes in den Präparaten gleich den Mitochondrien gefärbt.“

Es verhält sich mit der Mitochondrien-Methode Benda's genau so, wie mit allen guten Färbemethoden der Histologen; sie sind äußerst wertvoll zur deutlichen Sichtbarmachung von Gebilden der Zelle, die in lebenden Zellen nicht oder schwer erkennbar sind, können aber niemals allein zur sicheren Charakterisierung eines bestimmten Gebildes der Zelle, z. B. des Zellkerns oder des Trophoplasten, dienen. Da sich durch jede Färbemethode meist verschiedene Organe und ergastische Gebilde einer oder verschiedener Zellen färben lassen, so ist die richtige Entscheidung darüber, ob zwei Gebilde, die sich gleich färben, biologisch oder chemisch gleich oder verschieden sind, immer nur auf Grundlage anderer Erfahrungen zu machen. Bei diesen Entscheidungen spielt der Ausschluß von Bekanntem eine große Rolle. Färben sich z. B. in

einer Zelle der Zellkern und ein unbekanntes Ant gleich, so wird man sich doch nicht für die Gleichheit beider Gebilde entscheiden. So tastet sich der wissensreiche Forscher wohl auf Grundlage morphologischer und färberischer Erfahrung manchmal zu einer richtigen Entscheidung.

Hervorzuheben ist, daß wir in einer Färbemethode, die ein bestimmtes Gebilde gut färbt, ein Mittel haben, zu entscheiden, ob ein Gebilde in einer Zelle überhaupt vorkommt oder nicht. Freilich ist zu beachten, daß manche Organe in ihren färberischen Eigenschaften unter verschiedenen Umständen wechseln können, und daß ergastische Gebilde wesentlich gleicher Art, z. B. Fetttropfen, in ihrer Zusammensetzung und damit in ihrem Verhalten gegen Farbstoffe wechselhaft sein können.

Die Chondriosomen-Fixierung und -Färbung nach Meves (1907, 1908).

Meves (1908) benutzte zur Fixierung ein Gemisch von 15 ccm: Chromsäure 0,5, Kochsalz 1,0, 100 Wasser; 4 ccm: 2,5 Osmiumsäure, 100 Wasser; 3 Tr. Eisessig auf die 19 ccm Flüssigkeit. Zur Färbung gebrauchte er Eisenhämatoxylin nach Heidenhain (1896).

Von der Eisenhämatoxylinmethode gilt bezüglich ihrer Spezifität das von der Benda-Methode Gesagte vielleicht noch in erhöhtem Maße. Lee und Mayer (1910, S. 169) sagen von ihr: „Allerdings muß man in der Deutung der Bilder sehr vorsichtig sein“ und verweisen auch auf Boveri's Urteil (Zellenstudien, 4. Heft, Jena 1900, S. 12). Benda (1914, S. 19) sagt: „Manche Schwierigkeiten der Deutung sind meiner Ansicht nach nur den Fehlern des Eisenhämatoxylins zu verdanken, da hier die Mitochondrien erstens mit osmierten Fetttropfen, zweitens mit Kernbestandteilen, drittens mit Sekret- und Lipoidgranulis, viertens mit Golginetzen und endlich mit Zytoplasmafäden gleichgefärbt und somit verwechselt werden können.“ Uns interessiert vorzüglich hier die Tatsache, daß die Substanz der Allinante und Leukoplasten den Farbstoff bei der Differenzierung ungefähr gleich festhalten. Es kann dabei leicht vorkommen, daß die Trophoplasten deutlich länger intensiv gefärbt bleiben als die Allinante.

Die Chondriosomen-Fixierung und -Färbung von Regaud (1909—1910).

Dieses Verfahren, welches Regaud zur Untersuchung der Spermatogenese der Säugetiere benutzte, unterscheidet sich von der Meves-Methode durch die Fixierungsverfahren. Für unsere Allinante sind diese alle ungünstiger, als die Fixierung mit Flemming's Lösung ohne Essigsäure. Der Erfinder der Methode sagt, daß es wesentlich von der Fixierung abhänge, ob in einem Objekt die Mitochondrien durch eine Färbungsmethode sichtbar gemacht werden könnten. Seine „Mitochondrien“, die er für wesentlich gleichartig hält, verhalten sich gegen seine Fixierungsmittel sehr verschieden, was eher dafür spricht, daß sie verschiedenartig sind.

Silberreduktionsmethoden.

Außer diesen Methoden sind auch in einzelnen Fällen für die pflanzlichen Objekte Silberreduktionsmethoden, z. B. die von Cajal, benutzt worden. Die Cajal-Methode besteht z. B. in der mehrtägigen Behandlung mit ungefähr 1proz. Silbernitratlösung, kurzem Auswaschen der Objekte und Reduktion des Silbers in einer Flüssigkeit, welche auf 100 ccm Wasser ungefähr 5 ccm Formol und 1,5 g Hydrochinon oder Pyrogallussäure enthält. Es wird kurz mit Wasser gewaschen, in Paraffin eingebettet und geschnitten.

In allen Arbeiten über die „Chondriosomen" der Pflanzenzelle spielen die Tatsachen, daß die Trophoplasten und die Allinante bei der Benda-, Meves- und Regaud-Färbung die Farbstoffe ungefähr gleich gut festhalten und daß die Trophoplasten alle Gestalten annehmen können, eine große Rolle. Beide müssen also unter Umständen als „Chondriosomen" bezeichnet werden und können in gefärbten Präparaten leicht miteinander verwechselt werden.

Derartige Verwechselungen sind nun in der Tat vielen Autoren passiert, und wir müssen deshalb, wollen wir jetzt wissen, wo sich in der Literatur unter dem Namen „Chondriosom" Allinante verbergen, kritisch prüfen, ob in einem gegebenen Fall Trophoplasten oder Allinante oder beide als Chondriosomen bezeichnet worden sind.

Danach richtet es sich dann auch, ob wir in der nun zu besprechenden Literatur gemachte Angaben über die Eigenschaften der Chondriosomen für unsere Allinante verwerten können oder nicht.

Die Literatur über die Chondriosomen der Pflanzen.

Schon vor Meves (1904) waren Gebilde, welche heute von den Zoologen als Chondriosomen bezeichnet werden müßten, in der Pflanzenzelle gesehen und sogar als Mitochondrien bezeichnet worden.

Wie wir wissen, hat schon Zimmermann (1893, S. 38) Körner, ja sogar Fädchen mittelst der Altmann'schen Säurefuchsinmethode gefärbt. Von dieser sagt Benda (1914, S. 19): „Auch die Altmann'sche Färbung gibt hin und wieder bei Flemming-scher Härtung ausgezeichnete Bilder der Mitochondrien, aber alle Sekretgranula sind in gleicher Weise gefärbt und Kern, Mikrozentrum, Zytoplasma schwer erkennbar, ebenso wie bei der typischen Altmann'schen Methode, nämlich der genannten Färbung auf Osmiumkaliumbichromat-Härtung."

Zimmermann wandte zur Fixierung alkoholische Pikrinsäure an. Die so gefärbten Körnchen und die Fäden würden die Zoologen und Anatomen heute Chondriosomen nennen; Zimmermann hat sie, weil sie den Altmann'schen Granula glichen, damals auch als Granula bezeichnet (S. 38). Zimmermann hat damals schon auf die Frage der Unterscheidung dieser, wie wir wissen, teilweise sicher zu den Allinanten zu rechnenden Ante von den Trophoplasten Bedacht genommen. Er sagt S. 42: „Von größerer Wichtigkeit schien es mir dagegen, zuverlässige unterscheidende Merkmale zwischen den Granulis und den Leukoplasten, speziell den in ihnen enthaltenen Leukosomen, aufzufinden. Ich fand dieselben in dem ungleichen Verhalten gegen Fixierungsmittel und zwar können in dieser Hinsicht namentlich 1proz. Ameisensäure und 5proz. Kaliumbichromat gute Dienste leisten. Wenn diese nämlich 24 Stunden auf Schnitte von den betreffenden Pflanzenteilen einwirken, so werden die Granula gut fixiert, während die Leukoplasten entweder ganz oder bis auf geringe mißgestaltete Reste zerstört werden. Übrigens wurden die Granula nach der Fixierung durch eine der genannten Flüssigkeiten bei der nachherigen Säurefuchsin-Tinktion B keineswegs so scharf gefärbt, als nach der Fixierung durch Salpetersäure oder Pikrinsäure." Ich will bemerken, daß ich bei Allium fand, als ich die Allinante mit Kaliumchromat behandelte, daß auch sie deformiert wurden.

Man kann hierdurch die Trophoplasten nicht sicher von den Allinanten unterscheiden.

Zimmermann (1893) hat auch aus den lebenden Zellen von Momordica elaterium „schwach lichtbrechende, häufig wellig gebogene Stäbchen" neben Trophoplasten und „viel mehr in die Augen fallende stark lichtbrechende kugelförmige Einschlüsse" abgebildet. Diese Stäbchen, welche häufig innerhalb kurzer Zeit sehr verschiedenartige Krümmungen ausführten, will er „Nematoplasten" nennen. Er kommt selbst nicht auf den Gedanken, daß sie Beziehung zu seinen Granula haben, es sind aber vermutlich den Allinanten verwandte Gebilde, die sich sicher auch nach Benda färben lassen werden und dann „Chondriosomen" wären.

Sniewind-Thies (1897) bildet in den Figg. 119 und 158 Fäden ab, welche eher Trophoplasten als Allinante sein könnten.

Die durch Safranin gefärbten Fäden, welche Bouin (1898) in den Embryosäcken von Lilium candidum und Fritillaria imperialis (Taf. 17 und 18) sieht und Ergatoplasma nennt, haben nichts mit den Allinanten zu tun; vielleicht sind es Zytoplasmafäden.

Nach Meves (1904) hat zuerst Smirnow (1907) über die Mitochondrien von Hyacinthus und Pisum geschrieben. Gefärbt wurde mit Eisenhämatoxylin nach Heidenhain. Was er in Fig. 1 für Hyacinthus als „Mitochondrien" bezeichnet, sind Leukoplasten.

Strasburger (1909, S. 113) konnte nach der Methode von Meves in den Pollenschläuchen von Lilium Martagon auch nicht das winzigste „Mitochondrium" finden.

Duesberg und Hoven (1910). In Fig. 1, 2, 3, 4 und 5 sind die größeren „Chondriosomen" Leukoplasten, nur die kleineren könnten Allinante sein.

Was Pensa (1910) in seiner Fig. 1—5 von Tulipa, Lilium, Yucca und Rosa abbildet, sind nur Leukoplasten. Bei der Tulpe sind die Trophoplasten mit Stärkekörnern angefüllt.

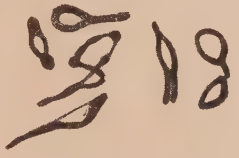


Fig. 44. Trophoplasten von Asparagus officinalis, von denen Lewitsky sagt: „Typische Gestalten von Chondriosomen aus noch älteren Epidermiszellen von derselben Kladodie." Lewitsky 1910, Fig. 15 von Taf. 17.

Lewitsky (1910) in einer in Bonn und Kiew ausgeführten Arbeit färbt hauptsächlich nach Benda und Meves, nach Fixierung nach Benda, Zellen der Keimwurzel von Pisum, vorzüglich aber solche von Asparagus (siehe Fig. 44). Auch er schloß aus den gefärbten Präparaten, daß die oft fädigen, dunkel gefärbten Gebilde junger Zellen, die er auf Taf. 17 zeichnet, „Chondriosomen" seien, die sich später zu Trophoplasten entwickelten. Ich (1911) drückte schon früher meine Zweifel an der Richtigkeit der Deutung Lewitskys aus und kann jetzt mit Sicherheit sagen, daß die gekrümmten, fadenförmigen Chondriosomen, welche er abbildet, auch die in Fig. 13 und 10, Trophoplasten sind. Dagegen sind die rundlichen, schwach gefärbten Gebilde in Fig. 19 vermutlich Allinante. Während Pensa die Allinante sicher gar nicht mit seiner Methode sichtbar machte, sind sie bei Lewitsky noch hier und da mitgefärbt worden.

Pensa (1911), welcher S. 522 seiner Arbeit angibt, daß die Trophoplasten durch die Silbermethode nur gefärbt werden, wenn sie Chlorophyll enthalten, hat in der Tat in seinen Figuren wieder allein Trophoplasten dargestellt, sodaß seine Fig. 1 die Entwicklungsgeschichte der Trophoplasten der Knospe von Aucuba darstellt. Interessant sind die sehr lang gestreckten Trophoplasten aus einer jungen Zelle des Blattes von Scolopendrium vulgare (Fig. 4a und 5).

Lewitsky (1911a, S. 685) untersucht die farblosen Achselschüppchen der jungen Blätter von Elodea canadensis lebend und sieht dort Körner neben sich schlängelnd bewegenden Fäden. S. 689 sagt er weiter: „In den mit Eisenhämatoxylin (nach Meves) gefärbten Mikrotomschnitten der nach Benda fixierten Stengelspitzen von Elodea canadensis kamen mir genau dieselben Strukturen vor die Augen, die ich oben für die lebenden Zellen beschrieben habe; nur traten hier die intensiv schwarz gefärbten Körner und Fäden in der beinahe farblos gebliebenen Grundsubstanz des Zytoplasmas ungemein scharf hervor. Hiermit waren die Fäden und Körner des lebenden Zytoplasmas als Chondriosomen erwiesen". Wie mir seine Fig. 6 auf Taf. 17 zeigt, hat er neben den großen fädigen Trophoplasten, die ihm Chondriosomen sind, als Chondriosomen auch kleine Körner gefärbt, welche Allinante gewesen sein können.

Lewitsky (1911b, S. 697) beschäftigt sich in dieser Arbeit mit der Entstehung der Chloroplasten von Elodea „aus den ergrünten Teilen des Zytoplasmagerüstes, welche meistens die Form von Chondriokonten, d. h. Stäbchen oder Fäden haben". Seine Fig. II, Taf. 28, eine Zelle aus einem jungen Blatt photographisch darstellend, zeigt vielleicht in den größeren Gebilden Trophoplasten, in den kleineren runde Allinante. In Fig. 1 und 2 sind nur Trophoplasten dargestellt. Unterschieden hat Lewitsky auch hier beide Gebilde nicht.

Nach meinen Beobachtungen sind die wahrscheinlich als Allinante zu bezeichnenden Gebilde in ausgewachsenen Parenchymzellen des Blattes leicht neben den großen Chloroplasten als rundliche bis mittellang stabförmige Gebilde zu sehen. In den jüngsten Laubblättchen sind die Allinante in günstigem Material neben den stärkeführenden grünlichen Trophoplasten als ähnlich gestaltete Gebilde schwieriger zu erkennen; sie treten bei Zusatz von Jodjodkalium besser hervor.

Guillermond (1911a, S. 199). Es ist wahrscheinlich, daß die in Fig. 3 für Mais dargestellten gefärbten Dinge Trophoplasten sind.

Guillermond (1911b, S. 290). Meist sind wahrscheinlich die nach Regaud in ganz jungen Blättern des Gerstenkeimlings gefärbten Gebilde Trophoplasten.

Forenbacher (1911) fixiert mit Chrom-Osmiumsäure oder Alkohol und färbte mit Eisenhämatoxylin. Er untersucht Tradescantia virginica und unterscheidet in alten Zellen die Chloroplasten und Allinante gut. S. 658 sagt er: „Es ist erwähnenswert, daß sich immer sowohl im Stengel wie in der Wurzel neben den schon entwickelten Chromatophoren noch Gebilde, die morphologisch mit den Chondriosomen vollkommen übereinstimmen, vorfanden." Aber in jüngeren gefärbten Zellen hält er die beiden Gebilde nicht mehr auseinander. In Fig. 11 sind nur Trophoplasten (Zellen aus dem Dermatogen der Wurzelspitze) dargestellt.

Bally (1911).

Rudolph (1912) untersucht Keimling und ältere Sprosse von Asparagus officinalis. Er färbt und fixiert zuletzt nach Benda. Rudolph unterscheidet in den differenzierten Zellen (Fig. 5) scharf zwischen pflanzlichen „Chondriosomen" [deren Homologie mit den tierischen Mitochondrien er nicht behauptet (S. 608)] und den Trophoplasten. Die Gestaltungs- und Zahlenverhältnisse der in allen Zellarten, auch den Siebröhren, der Achse vorkommenden Chondriosomen sind ziemlich gleichförmig, es läßt sich nur im allgemeinen sagen, daß die Zahl und Länge der Fäden nach innen zunimmt und in den Gefäßbündeln ein Maximum erreicht. In den Meristemzellen sind die Chondriosomen meist rundlich (S. 612 und 616). Über die mikrochemischen Reaktionen sagt er: „Bemerkenswert ist ihr Verhalten gegen verdünnte Säuren und Alkalien. 0,1n NaOH bringt die Chondriosomen zum Verschwinden. Ich glaube beobachtet zu haben, daß der Auflösung ein rasches Aufquellen vorausgeht. Dagegen werden sie von verdünnten Säuren nicht gelöst, sondern fixiert. Zusatz von 4proz. Essigsäure vom Deckglasrand her läßt sie wohl durch die Gerinnselbildung im Zytoplasma etwas undeutlich werden, sie bleiben aber dauernd unterscheidbar, und dasselbe Resultat erhielt ich selbst noch mit konzentrierter Essigsäure und ebenso mit 50proz. Salzsäure und Salpetersäure. Bei letzterer verändern die Chondriokonten allerdings ihre Gestalt durch Abrundung." Mit Platinchlorid und mit Sublimat erhält Rudolph keinen „Erfolg" bei der Fixierung. „Dagegen erweist sich Jod, in verdünnter Jodjodkaliumlösung vom Deckglasrand zugesetzt, als ausgezeichnet geeignet, die Chondriosomen unmittelbar unter dem Deckglas in den Schnitten zu fixieren." „Auch 96proz. und absoluter Alkohol bringen die Chondriosomen in den Schnitten zur Fixierung, aber meist nur unter Schrumpfung und Formveränderung." Rudolph beobachtet auch richtig, daß das Licht das Wachstum der Trophoplasten fördern kann, während es die Chondriosomen unbeeinflußt läßt (S. 616). Zu diesem Richtigen kommt eine falsche Annahme. Rudolph meint, die Allinante vermehrten sich durch Teilung. Gesehen hat er den Teilungsprozeß nicht. Nach Beschreibung und Abbildung erkennt man mit Sicherheit, daß die „Chondriosomen" mit unseren Allinanten identisch sind.

In den Notizen von Guillermond, welche 1912 erschienen (1912a bis 1912g) finden wir nirgends ein Moment, welches beweist, daß dieser Autor Allinante gesehen hat. Sicher hat er allermeist nur Trophoplasten (wesentlich nach Regaud) gefärbt und diese oft für Chondriosomen erklärt. Besonders klar geht das Gesagte aus dem Bild hervor, welches Guillermond von einer Zelle der Phajuswurzel gibt, in Fig. 1 der Notiz 1912c. Er beschreibt die Abbildung folgendermaßen: „Les chondriocontes offrent sur leur surface un petit grain d'amidon coloré en brun acajou

jaunatre par l'iode.“ Die Gebilde, welche er zeichnet, sind ganz sicher stabförmige Leukoplasten, und es ist deshalb selbstverständlich, daß er (1912a) betrachten kann: „Les leucoplastes comme absolument assimilables aux mitochondries“ oder, daß er sagen kann: les chloroleucites „resultent de la transformation de mitochondries préexistates“, denn seine Mitochondrien sind eben Trophoplasten.

Orman (1912).

Janssens, van de Putte et Helsmortel (1912) fixierten mit Regaud-Fixierung V (Formol-Bichromat), bei der Hefe mit Regaud-Fixierung III und V und färbten mit Eisenhämatoxylin. Asken von Pustularia zeigten im Zytoplasma des Askus gefärbte Körner und Fäden. Es ist hervorzuheben, daß die Gebilde anscheinend bei der Sporenbildung verbraucht werden.

Guillermond (1913b) bildet lebende Epidermiszellen der Perianthblätter von Iris germanica ab mit jungen Leukoplasten, vielleicht auch einigen Allinanten. Beide Gebilde des „Chondrioms“ hält er nicht auseinander.

Nachdem Guillermond auf Grundlage der Methode der Zusammenfassung der jungen Trophoplasten und Allinanten unter den Begriff der Chondriosomen bebehauptet hat, daß auch die Chromoplasten einen „Origine mitochondriale“ be-

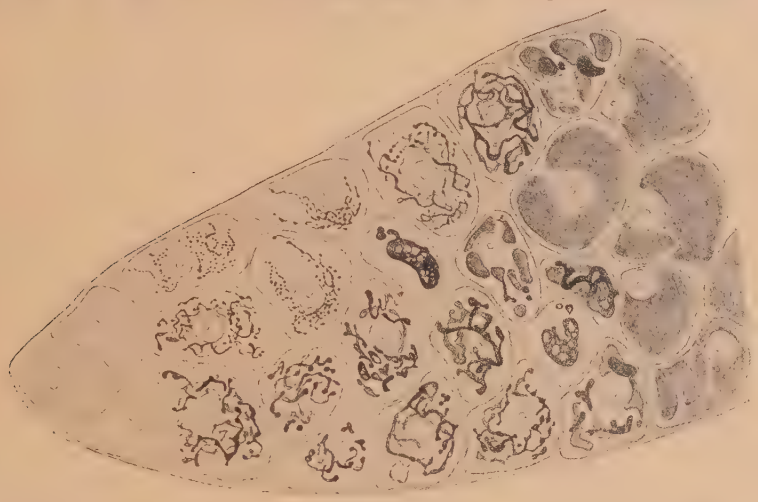


Fig. 45. Zellen der Spitze eines Blattzähnchens des Laubblattes der Rose. Nach Fig. 1a, S. 83 von Pensa (1913).

säßen (1912i), behauptet er weiter einen Zusammenhang zwischen den Mitochondrien und den gefärbten Zellsaftvakuolen in den Notizen 1912h, 1913e, f, g, i, besonders aber in der Arbeit 1914a. Was Guillermond bei den gefärbten Zellen der Zähne des jungen Laubblattes der Rose (1914a, S. 7, Fig. 3, Taf. 11) als Mitochondrien bezeichnet, sind gestreckte Zellsaftvakuolen. Es ist nicht wunderbar, daß sie sich nicht mit der Methode von Regaud gut darstellen lassen (S. 13). Wenn die Zellsaftvakuolen Gerbsäure enthalten, lassen sie sich färben und sind dann, wenn sie fadenförmig sind, auch Chondriosomen. Guillermond sagt (S. 17): „Les méthodes de Benda ou Altmann colorent aussi le compos phénolique de la même manière que les mitochondries, lorsque les préparations sont surcolorées —“

Pensa (1913) untersucht die „Chondriosomen“ der Rosenblätter ebenfalls und findet sie, ihre Natur als Zellsaftvakuolen nicht erkennend, in ganz jungen Zellen sehr mannigfaltig gestaltet. Er bildet sie in seiner Fig. 1a, die ich in Fig. 45 wiedergebe, ab.

Löwschin (1914b) beschreibt ebenfalls die fadenförmigen Zellsaftvakuolen des Rosenblattes und zeigt, daß sie flüssig sind. Er sagt S. 389 richtig; „Es scheint mir, daß alle diese Kügelchen, Fädchen usw. von den Vakuolen nicht wesentlich verschieden sind.“

Löwschin (1914a).

Sapéhin (1913b) sah in lebenden Zellen und in Präparaten, die nach Flemming und Regaud fixiert und mit Hämatoxylin gefärbt waren, bei Laubmoosen

Gebilde, welche morphologisch den Allinanten gleichen. Er sagt davon: „Es steht also die Sache so, daß die Chondriosomen bei unzweifelhafter Individualität der Plastiden, doch in allen Zellen (bei den Moosen) vorhanden sind — und dieses Faktum beweist ganz klar, daß die Plastiden und die Chondriosomen voneinander ganz unabhängig sind."

Guillermond findet (1913h) „Chondriosomen" bei Penicillium, Endomyces, Botrytis, Autobasidiomyzeten, Hefe mittelst der Methoden von Regaud, Benda, Altmann.

Lewitsky (1913) beschreibt für Albugo Bliti Mitochondrien. Indem er wahrscheinlich wesentlich verschiedenartige Dinge als Mitochondrien auffaßt, kommt er zu dem Schluß, daß die Mitochondrien Sekret in sich erzeugen.

Guillermond (1914) beharrt trotz der Arbeiten von Rudolph und Sapěhin auf seinen Irrtümern und bildet neue. Er wirft die Allinante von Iris mit den Zellsaftvakuolen weiter zusammen (S. 289). Er beschreibt (S. 289) Gebilde aus den Würzelchen von Rhicinus, welche Stärkekörner erzeugen, als Chondriokonten, während sie Trophoplasten sind, ebenso wie seine Chondriokonten von Phaseolus (Fig. 1D). Auf Grundlagen solcher Irrtümer kommt er erneut zu dem Ausspruch, daß die „Mitochondrien" Stärkekörner erzeugen (S. 289, 290), daß sie zu Chloroplasten und Chromoplasten (S. 290) werden, daß sie Sekrete absondern (S. 296).

Scherrer (1913 und 1914) beschreibt für Anthoceros nach Benda gefärbte (Regaud's Methode lieferte weniger gute Resultate [1914, S. 9]) Gebilde vom Aus-

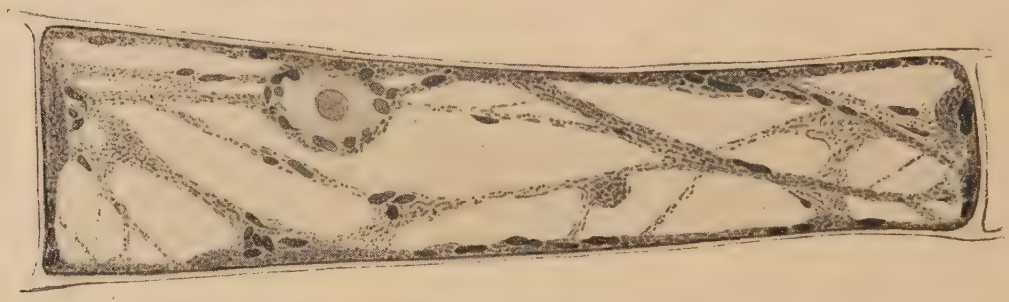


Fig. 46. Lebende Zelle eines Kürbishaares. Im Zytoplasma Kern, Chondriosomen, Chloroplasten. Nach Fig. 1 von Maximow (1913).

sehen der Allinante, welche nur in den Scheitelzellen des Thallus, in den Sporenmutterzellen in deren Zwei- und Vierchloroplastenstadium (1914, S. 22) und den Sporen des Gamophyten fehlen und vorzüglich reichlich in der Nähe des Sporogonfußes und in Zellen, welche an die häufig im Thallus vorkommenden Nostoc-Kolonien grenzen (S. 13, 1914), vorkommen. Mit Bezug auf die zuletzt erwähnten Tatsachen sagt er (1913, S. 499): „Dagegen läßt vielleicht die Anhäufung der Chondriosomen an Stellen regen Stoffwechsels eine ernährungsphysiologische Deutung zu." Ferner stellt er (S. 499) fest: „Wo im Verlauf der Ontogenese von Anthoceros Husnoti Chromatophoren und Chondriosomen nebeneinander vorkommen, sind nirgends morphologische Beziehungen zwischen ihnen erkennbar. Es findet weder bei der früher schon erwähnten Teilung der Segmentzellen noch bei der Teilung der ältesten Chondriosomen führenden Thalluszellen eine Chondriokinese statt, in dem Sinne, daß die Mitochondrialsubstanz zu qualitativ gleichen Teilen, ähnlich wie die Masse des Kerns auf die Tochterzellen übergehen würde. Dagegen überdauern auch bei Anthoceros die Chondriosomen in allen Zellen, sofern sie überhaupt nachgewiesen werden konnten, die Mitose, machen also keine Ausnahme von dem „allgemein verbreiteten Gesetz, que les chondriosomes persistent pendant la mitose" (Duesberg et Hoven 1910). Scherrer läßt Essigsäure auf fixierte Chondriosomen einwirken und findet, daß sie sich nicht lösen (S. 27).

Die Chondriosomen Scherrer's gleichen in allen von Scherrer beschriebenen Eigenschaften den Allinanten und es ist durchaus von vornherein wahrscheinlich, daß sie zu ihnen gerechnet werden dürfen.

Fassen wir die Ergebnisse dieser literarischen Untersuchung über die Chondriosomen zusammen, so ist zuerst hervorzuheben,

daß die in der Literatur als Chondriosomen der Angiospermen bezeichneten Gebilde nur einige Male Allinante, oft dagegen Trophoplasten, manchmal Zellsaftvakuolen waren. Trophoplasten sind als Chondriosomen bezeichnet worden von folgenden Autoren: Smirnow (1910, Hyacinthus), Duesberg et Hoven (1910, Pisum), Pensa (1910, Tulipa usw.), Lewitsky (1910, Pisum, Asparagus), Pensa (1911, Aucuba), Lewitsky (1911 a und b, Elodea), Guillermond (1912 c, Phajus, 1914, Ricinus und Phaseolus).

Allinante haben Forenbacher (1911, Tradescantia) und Rudolph (1912, Asparagus) als Chondriosomen bezeichnet.

Zellsaftvakuolen hat Guillermond (1914 a, Rose und Walnuß) Chondriosomen genannt.

Da diese drei Arten von „Chondriosomen“ nicht immer scharf auseinandergehalten wurden, so mußten Irrtümer bei der Auffassung und Beschreibung dieser Gebilde entstehen. So konnte Guillermond, indem er Trophoplasten als Chondriosomen bezeichnete, behaupten, die „Mitochondrien“ bildeten Stärkekörner und vermöchten zu ergrünen (1914, S. 289 und 288). Da er kleine Vakuolen, die später zu größeren gefärbten zusammenflossen, als Chondriosomen bezeichnete, so konnte er auch schließen, daß die Chondriosomen Anthocyan bildeten. Besonders war es leicht, zu der Meinung zu gelangen, daß die Chondriosomen der Angiospermen in Trophoplasten übergehen könnten (Pensa, 1910, Guillermond, 1914, S. 286), wenn man die Trophoplasten selbst als Chondriosomen bezeichnet.

Fig. 47. Zytoplasmawandbelag des lebenden Kürbishaares. „Homogenes Plasma mit Chondriosomen verschiedener Formen und mit aus Chondriosomen entstehenden Chloroplasten; in letzteren Stärkekörner.“ Nach Fig. 2 von Maximow (1913).

Über die Chondriosomen anderer Pflanzengruppen ist noch folgendes hervorzuheben.

Was Pensa in den Zellen von Scolopendrium vulgare als Mitochondrien abbildete, sind Trophoplasten gewesen.

Für die Moose hat Scherrer (1914) Gebilde, welche den Allinanten in den von ihnen bekannt gewordenen Eigenschaften gleichen, festgestellt. Sapehin hat gleiche Ante bei vielen Moosen gesehen.

Für Pilze sind von Guillermond (1911 a) Chondriosomen für Pustularia, von Janssens, van de Putte et Helsmortel (1912) solche für Pustularia und Hefe, von Guillermond (1913 h) für Hefe, Penicillium, Endomyces, Botrytis, Autobasidiomycetes, von Lewitsky (1913) für Albugo angegeben worden. Wie weit diese Gebilde mit den Allinanten übereinstimmen, müssen weitere Untersuchungen zeigen.

Nachtrag, geschrieben Anfang 1919.

Maximow (1913) findet die Chondriosomen, die ihm Organoide sind, in den Haaren von Kürbiskeimlingen, bildet sie aus der lebenden Zelle ab (Fig. 46 und 47) und färbt sie auch mit Hämatoxylin. Er hält langgestreckte Trophoplasten auch für Chondriosomen, sogar diejenigen, welche Stärke bilden.

Moreau (1914); nur Referat im Bot. Zentralbl., Bd. 126, S. 405 gesehen. Mitochondrien sollen sich teilen.

Moreau (1914); nur Referat im Bot. Zentralbl., Bd. 129, 1915, S. 594 gesehen. Weist Mitochondrien in Dauersporen, „non dans les organes éphémères" nach.

Guillermond (1915).

Moreau (1915) nur Referat im Bot. Zentralbl., Bd. 129, 1915, S. 539 gesehen. Alle Chondriosomen stammen von einem vorhergegangenen ab. Alle Chondriosomen, welche sich teilen, sezernieren nicht.

Maximow (1916); nicht gesehen. Maximow (1916a); nicht gesehen.

Meves (1918). Die für „Siebröhren" von Chlorophytum dargestellten Gebilde, welche Meves im fertigen Zustand für „Sekretstoff" hält, scheinen mir Trophoplasten zu sein.

Meves (1918a). Nichts Neues über pflanzliche Chondriosomen.

1915 hat Sapĕhin seine Arbeit, über welche er früher (1913b) eine vorläufige Mitteilung gemacht hatte, ausführlich veröffentlicht, und ich trage das, was daraus für uns hier wichtig ist, nach. Er untersuchte zuerst einige Monokotyledonen und Dikotyledonen. Bei Asparagus, Euphorbia, Trianaea, Elodea kann er in mit Hämatoxylin gefärbten Präparaten Chondriosomen und Trophoplasten in den Meristemzellen nicht auseinanderhalten, wohl aber bei Oenothera biennis.

Ferner untersuchte er nach Regaud fixiertes und mit Hämatoxylin gefärbtes Material von Moosen. Er findet Chondriosomen im Archespor, in den Sporenmutterzellen, den Sporen, im Protonema, in den Scheitelzellen und anderen Zellen der Sprosse (Polytrichum, S. 367), in den Zellen der Sexualhärchen, den spermatogenen Zellen, den Spermatiden, ferner den Sexualhärchen und allen Zellen des sich entwickelnden Archegoniums.

Im März 1916 habe ich (1916a) in den Berichten der Deutschen Botanischen Gesellschaft eine vorläufige Mitteilung über Allinante und Chondriosomen veröffentlicht, in welcher ich auf die ausführliche Behandlung der Materie in diesem Buch hinwies. Das Manuskript für diese war 1915 abgeschlossen. Schon im Mai 1916 ist dann eine Streitschrift gegen meine vorläufige Mitteilung von Meves erschienen, welche auf die im Februar 1917 gedruckte Arbeit dieses Autors Bezug nimmt. Auf die in diesen beiden Arbeiten enthaltenen Angriffe gehe ich nicht ein, weil sie durch das erledigt sind, was ich in diesem Kapitel und in dem über Trophoplasten mitteile. Was ich in den Berichten (1911a und 1916a) gesagt habe, halte ich danach auch aufrecht. Tatsächliches enthalten die Arbeiten von Meves wenig. Er hat wieder bei einigen Pflanzen Chondriosomen mittels der Eisenhämatoxylin-Methode gefärbt. Was davon Allinante waren, ist nicht sicher zu sagen. Aus der Abbildung und aus der Bemerkung (S. 284), daß man bei Hartwegia „eine direkte Entstehung der Stärke aus Plasmosomen beobachten" könne, geht hervor, daß dort auch „Plasmosomen" wieder Trophoplasten waren.

Sind die Allinante der Pflanze den Chondriosomen der Metazoen und Protozoen stofflich und biologisch analoge Gebilde?

Wir haben in dem vorigen Kapitel schon mitgeteilt, was die Histologen der Metazoen als Chondriosomen bezeichnen. Wir haben dort auch festgestellt, daß in den pflanzlichen Zellen Gebilde, welche nach der gegebenen Definition als Chondriosomen zu bezeichnen sind, vorkommen und daß diese „Chondriosomen" sich aus drei wesentlich untereinander verschiedenen Arten von Anten zusammensetzen. Nach dieser Erfahrung müssen wir die Frage

stellen, ob alle Ante, welche von den zahlreichen Forschern, die sich mit den „Chondriosomen“ befaßt haben, als solche bezeichnet werden, ihrer stofflichen Beschaffenheit und ihrer biologischen Bedeutung nach gleichartig sind, oder ob auch hier Verschiedenes unter dem gleichen Namen vereinigt wurde. Wir können unsere Frage vielleicht in zweckmäßiger Weise beschränken, wenn wir nach der Identität derjenigen Gebilde fragen, welche Meves, Duesberg (1911) und Benda (1914) unter der Bezeichnung Chondriosomen zusammengefaßt haben. Diese Autoren haben in vermutlich zweckmäßiger Weise durch Ausscheidung des als Anderes von ihnen erkannten und mit intuitivem Takt das Gebiet der „Chondriosomen“ beschränkt, wobei freilich die Definition von Duesberg (1911, S. 767) wohl nicht gelten wird, der sagt: „Allein die Elemente, welche von den Plastosomen der Embryonalzellen abstammen, verdienen in den somatischen Zellen den Namen Plastosomen“; denn die Chondriosomen entstehen wahrscheinlich in der Regel oder stets neu. Ähnlich verhält es sich mit der Definition von Meves (1914, S. 297). Aber auch wenn wir nur das als Chondriosomen bezeichnen, was diese Autoren als solche ansehen, können wir eine irgendwie sichere Antwort nicht geben, da die vorliegenden Angaben über die Eigenschaften, vorzüglich über die Mikrochemie dieser Gebilde, zu unvollständig sind, sondern ich kann nur meine persönliche Vermutung darüber aussprechen. Danach scheint es mir, als seien wenigstens eine ganze Reihe der von diesen Autoren zu den Chondriosomen gezogenen Gebilde gleichwertig, soweit gleichwertig, daß wir die für uns wichtigste Frage stellen dürfen, ob die meisten dieser Gebilde den Allinanten der Pflanzen stofflich und biologisch analog gesetzt werden dürfen.

Wenn wir hier nur diejenigen Argumente, welche wir aus der Literatur schöpfen können, verwenden, so werden wir zu keiner genügend begründeten Entscheidung über diese Frage kommen können. Aber es wird doch für weitere Forschung auf dem Gebiet der Chondriosomen von Vorteil sein, wenn wir diejenigen Tatsachen, welche nicht gegen eine solche Gleichstellung und diejenigen, welche gegen eine solche Gleichstellung sprechen oder zu sprechen scheinen, hervorheben.

Mit diesen Gesichtspunkten im Auge wollen wir eine kurze Besprechung der Materie vornehmen.

Die sehr ausgedehnte Literatur über diese Gebilde ist sorgfältig zusammengestellt bei Benda (1912, S. 743 und 1914, S. 36) und besonders bei Duesberg (1911), welcher sehr gute, selbstverständlich von seinem Standpunkt aus ausgewählte Auszüge aus den Arbeiten gibt; auch auf Arnold's Besprechung (1913) mache ich aufmerksam. Ich verweise auf diese Zusammenstellungen und beschränke mich auf die Aufnahme nur der für uns wichtigsten Arbeiten in unser Literaturverzeichnis.

Vom Standpunkt unserer Fragestellung interessiert uns zuerst das, was über das Vorkommen der Chondriosomen in den verschiedenen Zellarten bekannt geworden ist.

Ante, welche sich nach den Methoden von Benda, von Meves und von Altmann fixieren und färben lassen und die Form von

Körnern und Stäbchen oder Fädchen haben, finden sich bei Vertebraten und Evertebraten sehr häufig in undifferenzierten Zellen.

Ihr Vorkommen ist bekannt geworden für folgende jugendliche Zellformen: Spermatozyten und Spermatiden von Säugetieren, Amphibien, Mollusken, Arthropoden, Oogonien und Oozyten der Säuger, Fische, Amphibien, Würmer, Mollusken, Arthropoden. Embryonalzellen und in der Differenzierung begriffene Zellformen von Säugetieren (oberflächliche Zellen des Glaskörpers, Sehzellen, Bindegewebszellen, Nervenzellen, Nierenzellen, Nebennierenzellen, Leberzellen), von Vögeln (Bindegewebszellen, Knochenzellen, Knorpelzellen u. a.), ferner in einigen Fällen bei Embryonalzellen von Echinodermen, Mollusken, Würmern, Arthropoden. In Fig. 48 ist ein Beispiel für das Aussehen derartiger Chondriosomen gegeben.

Fig. 48. Rote Blutzellen aus einem 53 Stunden alten Embryo des Huhnes mit Chondriosomen. Fig. 1—3 Flächenansicht, 4 Kantenansicht, 5—6 Zellteilung. Nach Meves, aus Heidenhain 1911, Fig. 667.

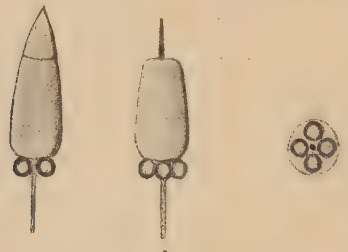


Fig. 49. *a* und *b* Kopf und vorderes Geißelende zweier männlicher Geschlechtszellen von Dreißena polymorpha: *c* hintere Kopffläche mit den 4 Körnern (Chondriosomen) und der Geißelinsertion dazwischen. Nach Ballowitz.

In fertig ausgestalteten Zellen sind Ante, welche nach der Meinung der genannten Forscher als Chondriosomen zu bezeichnen sind, angetroffen worden bei folgenden Zellarten: männliche Geschlechtszellen bei Säugern, Vögeln, Reptilien, Amphibien, Fischen; Coelenteraten, Würmern, Echinodermen, Mollusken. Sie kommen dort in Form von Körnern oder „Bläschen“ (siehe Fig. 49), oder in Form von einem Spiralfaden (siehe Fig. 50) vor.

Über die Bedenken, welche man über die Deutung des Spiralfadens als Chondriosom haben könnte, der so eigenartig gestaltet ist, unter Verschwinden der körnigen Chondriosomen entsteht (Duesberg 1908, Fig. 22), und im fertigen Spermatozoid manchmal nach der Benda-Methode gar nicht zur Anschauung gebracht werden kann (Duesberg 1911, S. 625), wollen wir keine Auseinandersetzungen machen.

Weitere Literatur über die Chondriosomen der männlichen Geschlechtszellen findet man bei Meves (1900), Benda (1903) Duesberg 1908 und 1910).

Ferner sind Chondriosomen gefunden worden in weiblichen Geschlechtszellen von Säugern, Fischen, Vögeln, Amphibien, Reptilien (?), Mollusken, Würmern, Arthropoden.

Reichlich kommen Chondriosomen allen typischen Drüsenzellen zu. Sie sind gefunden worden in den Drüsenzellen der Niere von Säugetieren, Vögeln, Amphibien, Reptilien, Fischen, in den Speicheldrüsen der Säugetiere, im Pankreas der Säugetiere und Amphibien, in der Thyroidea und Parathyroidea der Säugetiere, in der Leber der Säugetiere, Vögel, Amphibien, in der Brustdrüse der Säugetiere, in der Nebenniere der Säugetiere und Amphibien, in den Drüsenzellen des Magens der Säugetiere und Amphibien.

In den Zellen der fertigen Deckepithelien kommen die Chondriosomen wohl kaum vor, nur in den tieferen Schichten des Mundepithels und dem Stratum muscosum der Epidermis sind sie gefunden worden. Dagegen sind die Chondriosomen wieder sehr häufig in den lebhaft arbeitenden Zellen des Darmepithels der Säuger, Amphibien und Reptilien und in dem Epithel der Gallenblase.

In völlig entwickelten typischen Bindegewebszellen, Knorpelzellen und Knochenzellen fehlen die Chondriosomen.

In Zellen interstitieller Bindegewebe, welche noch als Reservestoffbehälter dienen, sind Chondriosomen nachgewiesen worden. So finden sie sich in interstitiellen Bindegeweben des Hodens von Säugetieren, wo ja in den Zwischenzellen auch oft Eiweißkristalle zu finden sind. Ähnlich verhält es sich mit den interstitiellen Zellen des Ovariums der Säugetiere. Auch die Neurogliazellen können hierher gestellt werden.

Fig. 50. Männliche Geschlechtszelle von Vespertilio noctiluca aus dem Nebenhoden. Verbindungsstück mit deutlichem Spiralfaden (Chondriosom). Nach Ballowitz).

In den glatten Muskelzellen liegen Chondriosomen zwischen den Muskelfibrillen und ebenso finden sie sich im Zytoplasma der gestreiften Muskelzellen (interstitielle Körner).

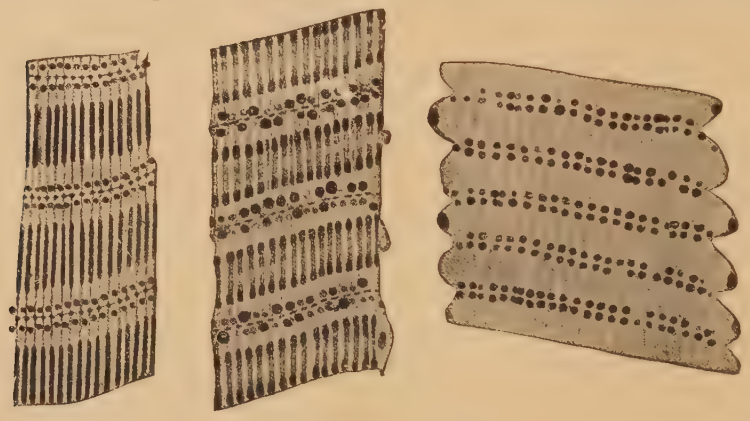
In Fig. 51 sind diese „interstitiellen Körner", die Chondriosomen, einer Muskel eines Schwimmkäfers abgebildet.

In den Leukozyten der Wirbeltiere und der Würmer sind Chondriosomen nachgewiesen worden, und auch die Blutkörperchen der Amphibien sollen sie enthalten.

Anschließend an das über die Metazoen Gesagte will ich noch erwähnen, daß auch für Infusorien, Amoeben (Fauré-Fremiet 1909 bis 1910, S. 507) und Foraminiferen unter den Protozoen Chondriosomen nachgewiesen wurden.

Für die Beantwortung unserer Frage, ob die Chondriosomen den Allinanten analoge Gebilde sein können oder nicht, tritt uns beim Überblicken des Vorkommens der Chondriosomen die mit unserem Wissen von den Allinanten übereinstimmende Tatsache entgegen, daß die Chondriosomen der Metazoen dort auftreten, wo ihr Vorkommen zu erwarten ist, wenn sie Reservestoffe sind. Wir finden sie in jugendlichen sich noch teilenden oder noch wachsenden Zellen, wir finden sie in reichlich auch andere Reservestoffe führenden Zellen (Eier, Drüsenzellen), in Zellen, in denen eine lebhafte Stoffproduktion herrscht (Drüsenzellen), in Zellen, die Arbeit leisten müssen (Muskelzellen). Sie fehlen ruhenden Zellen.

Duesberg (1911, S. 812) sagt über diese Tatsache: „Faßt man diese Verteilung der Plastosomen der erwachsenen somatischen



A *B* *C*

Fig. 51. Skelettmuskelfasern von Dytiscus marginalis. Nach Holmgren (1907, Taf. XIV, Fig. 25, 26 u. 27.) Chondriosomen mit Osmium-Bichromat fixiert. *A* Extension, *B* Beginn der Kontraktion, *C* starke Kontraktion.

Zellen in ihrer Beziehung zur Austauschtätigkeit ins Auge, deren Sitz diese Zellen sind, so konstatiert man, daß die Plastosomen genau in den Zellen besonders reichlich vorhanden sind, die eine aktive Tätigkeit haben, sei es der Absorption (Darmzellen), sei es der Speicherung und des Aufbaues von Materialien, welche bestimmt sind, ein Sekretionsprodukt zu bilden (Fettzellen, Knorpelzellen), oder eine Substanz, welche für die Funktion der Zelle gebraucht wird (gestreifte Muskelfaser)."

Es spricht also das Vorkommen der Chondriosomen dafür, daß sie wie die Allinante einen Reservestoff der Zelle vorstellen.

Es gibt auch noch einige andere Tatsachen, welche diesen Schluß stützen.

Es zeigt sich zuerst, daß die Chondriosomen in Reservestoffbehältern der Tiere unter den gleichen Umständen angehäuft und gelöst werden wie andere dort liegende Reservestoffe.

Das geht aus Angaben von Altmann (1890, 1. Aufl.) über das Verhältnis der Chondriosomen in der Leber hervor.

Die Leber ist bekanntermaßen eine Verdauungsdrüse; zugleich ist sie aber, und zwar in ausgeprägter Weise, ein Reservestoffbehälter, in dem die Reservestoffmengen eben so großen Schwankungen unterworfen sind wie in typischen Reservestoffbehältern der Pflanze, welche sich mehrfach füllen und leeren können. Die Füllung kann dabei eine Verdoppelung des Durchmessers der Leberzelle gegenüber der Leberzelle der Hungertiere herbeiführen (siehe Berg 1914, Tit. XXIII, Fig. 3 und 1). Es müßte die Auffassung der Leber als Reservestoffbehälter, vorzüglich in bezug auf den Eiweißstoffwechsel, meines Erachtens in der Physiologie mehr betont werden, als es bisher geschah.

Die Leber der Säugetiere kann unter normalen Verhältnissen ungefähr von 1,2 bis 18% Glykogen speichern und bis 12% der Trockensubstanz Fett (Perls 1873, S. 802), unter anormalen Verhältnissen selbst bis 40% Fett (Ätherextrakt), ferner relativ viel Eiweißkörper. Unter diesen Eiweißkörpern der Leber finden sich Globuline, Nukleoproteide usw. (siehe Hammarsten 1914, S. 360), und es bleiben bei Behandlung der Eiweißkörper, welche nach Extraktion der Leber mit 0,75 proz. und 10proz. Kochsalzlösung zurückbleiben, mit Pepsin zum Teil in verdünntem Ammoniak unlösliche, zum Teil darin lösliche Eiweißkörper zurück, in denen Eisen enthalten ist. In einem dieser Nukleine ist das Eisen mittelst Schwefelwasserstoff nachweisbar, in dem andern nicht (Zaleski 1886, S. 493 und 499; auch Oppenheimer 1910, S. 189). Vorzüglich vom Glykogen, aber auch von den beiden anderen Stoffen ist es bekannt, daß sie in der Leber den Charakter typischer transitorischer Reservestoffe tragen. Daß auch die Eiweißstoffe der Leber bei Hungertieren abnehmen, bei guter Fütterung zunehmen können, scheint schon aus dem sich allerdings nur auf die N-Zunahme und Abnahme gründenden Resultat der Untersuchung der Kaninchenleber durch Robert Fischer hervorzugehen. Er sagt (1895, S. 26): „Bei Lebern von Kaninchen, von denen die eine glykogenhaltig, die andere aber durch Hunger glykogenfrei gemacht worden ist, findet man die glykogenhaltige Leber schwerer als die glykogenfreie. Die Gewichtsdifferenz ist bedingt einerseits durch einen größeren Gehalt der glykogenreichen Leber an Trockensubstanz, und andererseits durch den größeren Wassergehalt. Der Mehrgehalt an Trockensubstanz ist meist nicht allein durch einen höheren Gehalt an Glykogen bewirkt, sondern auch durch einen höheren Gehalt an Eiweiß und Extraktivstoff (Ätherextrakt).“ Ferner hat Tichmeneff (1914) gefunden, daß bei Mäusen, die 2 Tage gehungert hatten, der Stickstoffgehalt der Leber stark anstieg und daß sich dabei das Verhältnis von N zu P zugunsten des N verschob.

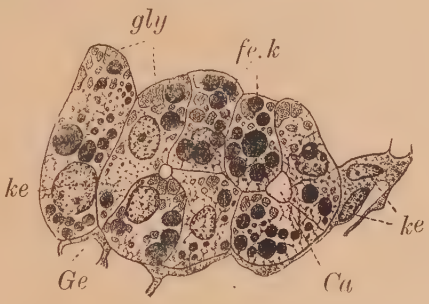


Fig. 52. Leberzellen der Larve von Salamandra maculosa mit Flemming'scher Lösung behandelt. *Ca* Gallenkapillare, *Ge* Gefäßkapillare, *ke* Kern *fe.k* Fett, *gly* Glykogen. Fig. nach Schneider.

Zuletzt ist es Berg (1914, S. 596) gelungen, in den Leberzellen gefütterter Salamander Eiweißante, deren chemische Natur nicht festgestellt ist, aufzufinden, welche beim Hungern völlig verschwinden wie die anderen Reservestoffe, wie Fett und Glykogen, so daß kein Zweifel mehr bestehen kann, daß die Leber auch ein Eiweiß-Reservestoffbehälter ist.

Mit Reservestoffen gefüllte Leberzellen enthalten in ihr Zytoplasma eingelagert wie Fig. 52 zeigt, das Fett in Tropfen, das Glykogen in unregelmäßigeren Massen, ferner, wie Fig. 53 zeigt,

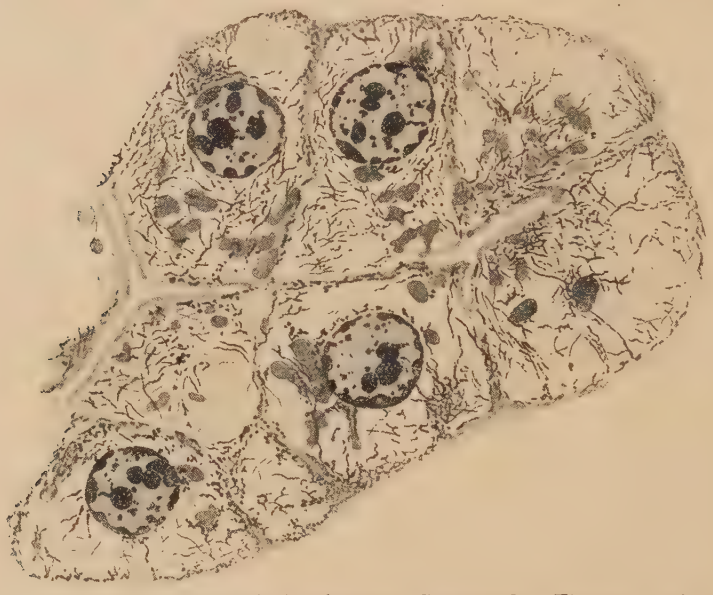


Fig. 53. Leberzellen von einem früh gefangenen Salamander. Fixation nach Ciaccio, Färbung mit Eisenhämatoxylin. Die großen dunklen Flecke sind die Eiweißante, die Fädchen die Chondriosomen. Berg 1912, Fig. 11.

den von Berg gefundenen Eiweißkörper in Form unregelmäßiger größerer Ante.

Außerdem lassen sich auch bei Salamandra hier in Fig. 53 dargestellte Chondriosomen nachweisen, die ebenfalls im Zytoplasma liegen (Literatur über den Bau der Leberzelle findet man bei Arnold (1914, S. 55) und Berg (1914).

Diese Chondriosomen, die im allgemeinen in der Leber in Form von Körnern oder kurzen oder längeren Fädchen auftreten können, zeigen nun auch durchaus das Verhalten transitorischer Reservestoffe. Das geht sehr gut aus den Resultaten der Untersuchung von Altmann (1. Aufl.) hervor, welcher die Chondriosomen der Leberzellen von Rana esculenta im Hungerzustand weniger reichlich in einer Zelle fand als im Fütterungszustand. Das geht schon aus den Figuren Taf. II, Fig. 1 und Taf. III, Fig. 4 hervor, wenn man beachtet, daß sich im Fütterungszustand die Einzelzelle bedeutend vergrößert hat. Altmann sagt über diese Verhältnisse S. 59:

„In Fig. 1, Taf. II und Fig. 3, Taf. III, finden wir nun annähernd die Extreme vor, welche die Leberzellen der Esculenta bei gleicher Behandlung mit unserem Osmiumgemisch und differenzierter Färbung mit Säurefuchsin in den verschiedenen Jahreszeiten zeigen. Wir wollen diese extremen Stadien als Hunger- und Fütterungsleber bezeichnen, da solche weitgehende Differenzen besonders von der Nahrungsaufnahme des Tieres abhängen dürften. Wenigstens findet man die Fütterungsleber dann vor, wenn die Freßzeit der Tiere vorausgegangen ist, und kann man den ähnlichen Effekt auch durch künstliche akute Fütterung unabhängig von der Jahreszeit erzeugen. — Diese Beobachtungen und Versuche habe ich bereits vor etwa 10 Jahren angestellt, wo mir die Granulamethoden noch nicht so zur Verfügung standen; ich erkannte damals die Fütterungsleber an solchen Bildern, wie sie der Fig. 5 und 6 der Flemming'schen Taf. I entsprechen: die Lebern waren mit einer 5proz. Lösung von Kalibichromat unter Zusatz von etwas Essigsäure und bei mäßiger Temperaturerhöhung fixiert. — Die verschiedenen Stadien des Zustandes der Leberzellen kann man schon makroskopisch nach dem Eröffnen der Bauchhöhle des Tieres annähernd erkennen. Die Hungerleber charakterisiert sich durch ihre Kleinheit, ihr schwärzliches Aussehen und ihre schlaffe Konsistenz, die maximale Fütterungsleber dagegen ist oft auffallend groß, gelblich gefärbt und prall. Bei der mikroskopischen Untersuchung findet man dementsprechend so weitgehende Unterschiede vor, wie sie durch die erwähnten Abbildungen illustriert werden. Die extreme Hungerleber zeigt die Zellen klein (Fig. 1, Taf. II); dieselben sind, abgesehen von dem Kern, fast in ihrem ganzen Raum mit gleichmäßig geformten und gelagerten Granulis gefüllt, welche entweder rund oder, wie in der beigegebenen Abbildung, etwas länglich erscheinen. Ganz anders zeigt sich die maximale Fütterungsleber (Fig. 3, Taf. III) Die Zellen sind stark vergrößert; an Stelle der gleichförmigen Granula sieht man ein Fadenwerk von gleicher spezifischer Farbenreaktion, welches im allgemeinen die von Flemming gezeichnete Verteilung innerhalb der Zellen aufweist. Die Richtung der Fäden geht von der Gallenkapillare, die als kleine Öffnung sichtbar ist, nach der Peripherie des Drüsentubulus, von welchem die Zeichnung einen Querschnitt darstellt. Die größte Anhäufung des Fadenwerks findet sich rings um die Gallenkapillare, während die peripheren Teile und die Gegend der Kerne nur spärlich damit versehen sind. Diese sehr ausgedehnte peripherische Region ist dagegen mit reichlichen schwarz gefärbten Körnern versehen."

Es ist also so, daß in der Hungerleber die Chondriosomen einer Zelle relativ geringes Gesamtvolumen haben und klein und rundlich sind, während in der Fütterungsleber das Gesamtvolumen bedeutend größer ist und die Chondriosomen längere Fäden vom Durchmesser der Körner der Hungerleber sind.

Auch die Erfahrung, welche Russo (1908 und 1910) mit den Eiern hungernder Kaninchen machte, ist anzuführen. Er sah bei Kaninchen, welche länger als 10 Tage gefastet hatten, die Zahl der Chondriosomen im Ei abnehmen. Ihre Form wurde unregelmäßiger und ihre Färbbarkeit nahm ab.

Eine weitere Erfahrung, welche leicht verständlich erscheint, wenn die Chondriosomen Reservestoffe der Zellen vorstellen, ist die, daß sie während der Tätigkeit der Drüsenzellen verbraucht werden. Duesberg (1911, S. 788) sagt ganz richtig: „Aber anderseits besteht eine ziemlich leicht zu beobachtende Tatsache, über die alle Autoren einig sind, das ist die wirkliche Verringerung der Zahl der Plastosomen mit der Vermehrung der Sekretkörner —".

Die Tatsache, daß die Chondriosomen Reservestoffgebilde sind, macht es auch verständlich, daß sie häufig in der Zelle in nächster Nähe von alloplasmatischen Fibrillen liegen, für deren Arbeit sie wohl die nötige Energie liefern müssen. So finden wir sie nach Fauré-Fremiet z. B. im Stiel der Vortizellen in der Nähe des Fibrillenbündels, wie es die Fig. 54 darstellt.

Ganz ähnlich verhält es sich mit dem Vorkommen der Chondriosomen in den Muskelzellen und in den Spermatozoiden.

Auch das Verhalten der Chondriosomen bei den Regenerationsprozessen steht im Einklang damit, daß sie Reservestoffe sind, welche für Arbeit und Neubildungen in der Zelle gebraucht werden. Romeis (1913, S. 12) sagt über das Verhalten der Chondriosomen bei der Regeneration der Schwanzspitze erwachsener Tritonen: „Dadurch wäre festgestellt, daß bei der Regeneration des Bindegewebes die Plastosomen zu Zeiten des Regenerationswachstums stark vermehrt sind, daß sie dagegen gegen Ende der Regeneration wieder abnehmen, um zu dem Zustand zurückzukehren, den sie vor der Regeneration eingenommen haben."

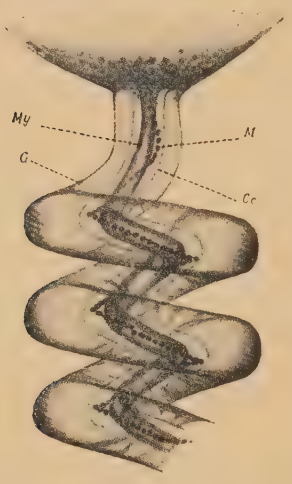


Fig. 54. Stiel von Vorticella convallaria mit Chondriosomen. *G* Scheide des Stieles, *Cc* Scheide des Zentralbandes, *My* Fibrillenbündel des Stieles, *M* Chondriosomenreihe. Nach Fauré-Fremiet 1909—10, S. 523, Fig. 30. 1330fach vergr.

Wenn es nun hiernach scheint, als seien die „Chondriosomen genau wie die Allinante der Pflanzen ergastische Reservestoffgebilde, so stehen dieser Auffassung doch eine Reihe von Angaben gegenüber, welche im Widerspruch zu der Annahme stehen, daß die Chondriosomen Gebilde sind, welche sich neu bilden können und daß ihre Substanz wie die anderer ergastischer Reservestoffe schließlich unter Lösung zum Aufbau anderer Gebilde der Zelle oder zu energetischen Zwecken der Zelle verbraucht werden könnte. Zuerst wird von vielen Autoren behauptet, die Chondriosomen wandelten sich direkt in andere ergastische Gebilde oder in solche, die wir als alloplasmatische Gebilde bezeichnen, um.

Was zuerst die Behauptung betrifft, die Chondriosomen wandelten sich unter Umständen direkt in Sekretante um, z. B. in Fettropfen, oder in Farbstoffe (siehe Ernst 1914, S. 78 und 80), so ist zu sagen, daß jeder exakte Beweis für sie fehlt. Es handelt sich niemals um Beobachtung des Überganges eines Chondriosoms in ein Sekretant, sondern gewöhnlich um Verbindung der Bilder geformter Einschlüsse fixierter und gefärbter Zellen.

Die Vorstellung, daß ein doch sicher aus Eiweißkörpern bestehendes Ant sich ohne weiteres in Fett usw. umgestalten solle, ist vom chemischen Standpunkt von vorne herein äußerst unwahrscheinlich.

Ich verweise bezüglich dieser Frage noch auf die Zusammenstellung bei Duesberg (1911, S. 777), die Arbeiten von Hoven (1911) und die Auseinandersetzung von Benda (1914, S. 33), auch auf Angaben bei Levi (1912, S. 577), ferner (nachtragend) auf die Diskussion von Mislawsky (1911), sowie von Meves gegen Benda (Meves 1918).

Betrachten wir die wichtigsten Behauptungen über die Umgestaltung der Chondriosomen in ergastische Formelemente und alloplasmatische Gebilde der Zelle, so finden wir auch hier, daß sichere Beweise für diese Behauptungen fehlen, daß es sich überall um Deutungen handelt, die durchaus unrichtig sein können.

Meves (1910, S. 162) glaubt gesehen zu haben, daß die kollagenen Fibrillen der Sehnen des Huhnes aus Chondriosomen hervorgehen. Selbst Duesberg fällt das Urteil (1911, S. 744), daß der Beweis für diese Annahme nicht lückenlos erbracht sei und Meves sagt ja auch: „Allerdings ist die Kette der Beweise insofern nicht geschlossen, als in den Figuren die Chondriosomen als getrennte Fadenstücke, die jungen Bindegewebsfibrillen dagegen von vornherein kontinuierlich erscheinen.“ Ähnlich verhält es sich mit dem Beweis für die Entstehung der intrazellulären Epidermisfibrillen der Anurenlarven aus Chondriosomen, welche Saguchi annimmt. Saguchi hat augenscheinlich die Chondriosomen und die Fibrillen auf Grund ihrer ähnlichen Färbbarkeit zusammengeworfen. Als die Chondriosomen, welche den Farbstoff bei der Methode von Meves anscheinend etwas leichter abgeben als die Fibrillen, sich verminderten, die Fibrillen zugleich entstanden, hat er angenommen, erstere verwandelten sich in letztere. Auch Benda (1914, S. 27) sagt: „Gegen die chondriogene Entstehung der Bindegewebsfibrillen habe ich nach den mir vorliegenden Bildern und selbst nach Meves Zeichnung die größten Bedenken.“

Die Untersuchungen von Hoven (1910), welcher, wie es schon Meves (1908, S. 838) wollte, die Nervenfibrillen des Huhnes von Chondriosomen ableitet, zeigen nur, daß die Chondriosomen vor der Bildung der Nervenfibrillen eine annähernd ähnliche Lagerung in der Zelle haben wie die fertigen Nervenfibrillen, und daß die Chondriosomen während der Bildung der Fibrillen größtenteils verschwinden. Ich mache auch auf die Bemerkungen von Benda (1914, S. 26) aufmerksam.

Duesberg (1910, S. 634 und 644) will die Entstehung der Myofibrillen aus Chondriosomen beim Huhn bewiesen haben. Er findet in den jungen spindelförmigen einkernigen Muskelzellen parallel zu ihrer Längsachse gelagerte Chondriosomen, die mit dem Wachstum der Zelle sich etwas verlängern. Später findet er 4—10 lange Fibrillen, die sich ebenfalls nach der Bendamethode homogen dunkelviolett färben, die jungen Myofibrillen. In diesen gleichmäßig wie Chondriosomen gefärbten Fibrillen bilden sich dann Anschwellungen, welche die Färbbarkeit nach Benda beibehalten, während die dazwischenliegenden Partien die Färbbarkeit verlieren. Auch hier fehlt der Beweis, daß die jungen Muskelfibrillen aus der gleichen Substanz wie die Chondriosomen bestehen, vollständig, ebenso jeder Beweis dafür, daß sie durch Streckung der Chondriosomen entstehen. Mir scheint es, daß die Chondriosomen immer relativ kurz bleiben (Fig. 16, Taf. XXIX) und sich vielleicht teilweise lösen, während sich die alloplasmatischen Fibrillen der Muskelzelle morphologisch unabhängig von den Chondriosomen ganz neu bilden. Ich verweise auch auf die Bemerkungen Benda's (1914, S. 25).

Meines Erachtens zeigen uns also die vermeintlichen Beobachtungen über die direkte Umgestaltung der Chondriosomen in andere ergastische Gebilde oder in alloplasmatische Gebilde nur, daß Chondriosomen während der Entwicklung solcher Gebilde aufgebraucht werden. In welcher Weise die sich lösenden Chondriosomen in den arbeitenden und diese Gebilde erzeugenden Zellen verwandt werden, läßt sich natürlich aus Zusammenfallen beider Vorgänge nicht erschließen.

Meves (1915c) hält übrigens noch immer daran fest, daß alle diese Umwandlungen Tatsache sind.

Auch die Behauptung: „Alle Plastosomen stammen von einem früheren Plastosom (Duesberg 1911, S. 766)", welche vielfach als erwiesen betrachtet wird, würde, wenn sie zu Recht bestände, die Annahme unmöglich machen, daß die Allinante und die Chondriosomen analoge Gebilde seien. Wenn diese Behauptung als bewiesen gelten sollte, so müßte erwiesen sein, daß die Chondriosomen sich stets nur durch Teilung vermehrten, daß jedes in einer Zelle auftretende Chondriosom wirklich ein Teilungsprodukt eines Mutterchondriosoms sei. Das ist selbstverständlich nicht bewiesen. Fragen wir uns, ob die bekannt gewordenen Tatsachen es wahrscheinlich machen, daß eine solche Kontinuität besteht, so ist zuerst zu untersuchen, wie es sich mit der Teilung der Chondriosomen verhält. Da lehrt uns die genauere Betrachtung des Tatsachenmaterials, daß wir von einer regelmäßig eintretenden Teilung der Chondriosomen nur bei den männlichen Geschlechtszellen etwas wissen, und daß es in diesen Fällen wahrscheinlich um ein Auseinanderzerren von Chondriosomen durch das Zytoplasma handelt, welches dem analog ist, welches wir bei Zellsaftvakuolen auch beobachten können. Niemals hat man gesehen, daß sich die gewöhnlichen Chondriosomen der somatischen Zellen teilen.

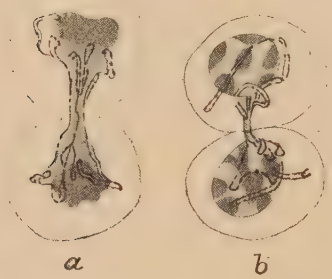


Fig. 55. Reifungsteilung der kleinzelligen Spermatozytengeneration, aus welcher die haarförmigen Spermien von Paludina hervorgehen. Fig. 19 und 20, Taf. XXVI, Meves 1900.

Betrachten wir zuerst die Angabe von Meves (1900, S. 558) über das Verhalten der Chondriosomen bei Paludina.

Meves sagt: „Bei der Teilung der die haarförmigen Samenfäden von Paludina liefernden Spermatozyten werden die im Äquator befindlichen Teile der Chondriomiten zu dünnen Strängen ausgezogen (Fig. 19) (unsere Fig. 55a). Diese Stränge hängen nach vollzogener Teilung (ebenso wie die in meinen Sublimat-Eisessig-Präparaten nicht erkennbaren Verbindungsfasern) vielfach noch eine Zeit lang durch Vermittlung des Zwischenkörpers zusammen (Fig. 20) (unsere Fig. 55b)".

Wir sehen hier sehr schön, und das ist für das Verständnis der nachher zu besprechenden, unklareren Fälle von Wichtigkeit,

daß es sich hier um das passive Ausgezogenwerden derjenigen Chondriosomen handelt, die gerade in die Durchschnürungszone gelangen. Die anderen Chondriosomen schnüren sich nicht durch.

Ganz ebenso können wir die Bilder auffassen, welche Meves für Pygaera gibt (Fig. 56).

Meves sagt über das Verhalten der Chondriosomen bei der Teilung (S. 566):

„Die Mitochondrien erfüllen die ganze Zelle ziemlich gleichmäßig; es sind kleine Bläschen, die aus einer mit Eisenhämatoxylin schnell schwarz färbbaren Schale und einem hellen Inhalt bestehen. — Im Beginn der Teilung häufen sich die Mitochondrien vorzugsweise im basalen Teil der Zelle an, während der Kern gegen die dem Zysteninnern zugekehrte Zelloberfläche wandert. Sie nehmen an Zahl ab, werden aber gleichzeitig entsprechend größer. Auf einem folgenden Stadium bildet sich die Spindel. — Die Mitochondrien umgeben die Spindel mantelförmig, liegen aber besonders reichlich an der der Zellbasis zugekehrten Seite. (Fig. 56a). Während der Metakinese beginnen die Mitochondrien sich in Reihen zu ordnen und durch Fädchen, welche aus der Schalensubstanz ausgesponnen werden, miteinander in Verbindung zu treten. Auf diese Weise entstehen Ketten, welche schwach nach außen konvex zwischen den Tochterkernen ausgespannt, in ihrer Gesamtheit eine bauchige Tonne bilden (Fig. 56b). — Später, wenn beide Tochterkerne sich weiter voneinander entfernen, verlaufen die Ketten mehr gerade, etwa parallel der Spindelachse. Gleichzeitig beobachtet man, daß die helle Innensubstanz der Mitochondrien sich an den Kettenenden ansammelt und hier vielfach zu großen Bläschen konfluiert. Die auf diese Weise stark aufgetriebenen Kettenenden stehen durch einen dünnen äquatorialen Strang in Verbindung, der ausschließlich aus Schalensubstanz besteht. — Wenn die Entfernung zwischen den beiden Tochterkernen noch größer wird, schnürt sich der Mitochondrienmantel im Äquator sanduhrförmig ein, wobei sich die äquatorialen Stränge noch weiter verdünnen (Fig. 56c). Diese Stränge werden schließlich ebenso wie die Spindel- bzw. Verbindungsfasern im Zwischenkörperchen zusammengefaßt.“

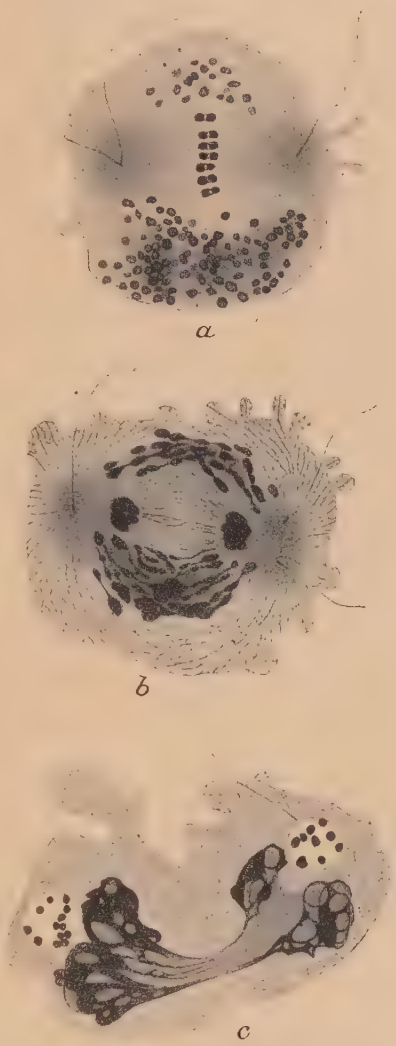


Fig. 56. Spermatozyten der großzelligen Generation aus den Hoden von Pygaera bucephala. Stadien der ersten Reifungsteilung Fig. 55, 57, 59a aus Meves 1900, Taf. XXVII. Fixiert mit Flemming's Chromosmiumessigsäure, gefärbt mit Eisenhämatoxylin.

Auch hier lassen sich alle Vorgänge verstehen, wenn wir wissen, daß die Chondriosomen aus einem zähflüssigen Reservestoff bestehen, welcher Zytoplasmavakuolen erfüllt. Dieser wird in den Tochterzellen noch gebraucht und mit dem Zytoplasma

bei der Durchschnürung der Zelle in Fäden ausgezogen, soweit er in der Zytoplasmabrücke liegt. Es spricht alles auch für ein passives Verhalten der Chondriosomen.

Ganz dasselbe gilt für die von der Hornisse von Meves und Duesberg (1908) beschriebenen Verhältnisse, welche an nach Benda fixierten und gefärbten Zellen beobachtet wurden.

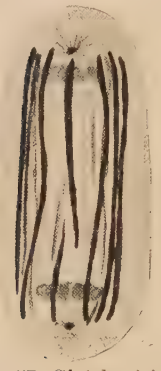


Fig. 57. Gleichzeitige Teilung der Mitochondrien und des Kernes in einer Spermatozyte von Pyrrhocoris apertus. Nach Fauré-Fremiet (1910a, Fig. 3).

Es scheint übrigens so, als lägen die Chondriosomen bei den Spermien oft zeitweise oder nur in einer noch mit anderen Stoffen, vielleicht anderen Eiweißkörpern gefüllten Vakuole, die dann wohl als ein Nebenkern bezeichnet worden ist. Man sehe z. B. bei Meves 1915, S. 20, oder Gilio-Tos 1909.

Auch am lebenden Objekt konnte Fauré-Fremiet bei Pyrrhocoris das Ausziehen der Chondriosomen beobachten. Er beschreibt die Teilung der Chondriosomen der Spermatozyten dieses Insektes folgendermaßen: Die Chondriosomen sind 1 μ große, ovoide Körperchen. Bei der Teilung der Zelle lagern sie sich zu längeren knotigen, gebogenen Fäden zusammen, welche dann glatt werden. Wenn der Kern sich zu teilen beginnt, sieht man die Fäden die Spindel käfigartig umgeben. Während der Anaphase werden die Chondriosomen, so wie es in Fig. 58 dargestellt ist, an dem nach dem Pol der Zelle zu gerichteten Ende zu dickeren, am anderen Ende dünneren Gebilden ausgezogen. Die Fig. 57 stellt ein fixiertes und gefärbtes Objekt dar.

Etwas anders zeichnet Duesberg (1910, Taf. III, Fig. 15) die Teilung der Chondriosomenmasse der Spermogonien von Blatta germanica. Er sagt darüber: „Pendant la division, les chondriosomes entourent la figure achromatique jusqu'à la séparation des chromosomes-filles, puis s'insinuent entre les jeunes noyaux. On les trouve à la fin de la mitose, réunis en un faisceau de filaments qui s'attardent longtemps encore au voisinage du „Spindelkörper“.“

Fig. 58. Spermatozyt erster Ordnung von Pyrrhocoris apertus. Teilungszustand an der lebenden, in Ringer's Flüssigkeit liegenden Zelle beobachtet. Nach Fauré-Fremiet (1909—10, Taf. XX, Fig. 4).

Das Neue, was die Figur lehrt, ist, daß die Chondriosomen ganz selbständig bleiben und in der Region des Spindelkörperrestes glatt durchschnitten zu werden scheinen. Daß diese Durchschneidung keine Halbierung ist, sondern die Durchteilungsstelle nur von der Lage des Chondriosoms zum Spindelkörperrest abhängig ist, erkennt man besser noch an den Bildern, welche Terni (1914, S. 25) für Geotriton gibt. In Fig. 26 sieht man deutlich, daß die Chondriosomen in ganz verschieden lange Stücke zerschnitten werden.

Wenn hiernach bei den männlichen Geschlechtszellen gleichsam eine Teilung des Dottermaterials durch Ausziehen der

ganzen Masse desselben und dabei zugleich Ausziehen der in der Durchschnürungsstelle liegenden Chondriosomen oder durch glattes Durchschneiden der gerade die Teilungsebene durchquerenden Chondriosomen erwiesen erscheint, so ist über die Teilung der normalen Chondriosomen in den somatischen Zellen nichts bekannt, sie ist nur behauptet worden.

Fauré-Fremiet schließt auf eine Teilung der Chondriosomen aus dem Vorkommen von biskuitförmigen Chondriosomen neben kugeligen und stäbchenförmigen, wie sie in Fig. 59 und Fig. 60 abgebildet sind (1910 a, S. 187—88) bei den Infusorien.

Fig. 59. Chondriosomen eines Infusors (Spirostomum ambiguum), welche sich nach Fauré-Fremiet in Teilung befinden sollen. (Fig. 1, 1910a).

Fauré-Fremiet (1909—10, S. 525) beobachtete auch die Zellteilung eines Chondriosomen führenden lebenden Individuums von Carchesium polypinum. Er sah beim Beginn der Teilung eines Individuums die Chondriosomen rundlich. Nach 20 Minuten, als sich die Chromosomen des Kernes an den Enden der Spindel angehäuft hatten, waren die Chondriosomen biskuitförmig; nach weiteren 15 Minuten waren die Chondriosomen wieder rundlich, aber meist etwas kleiner als anfangs. Man vermißt in der Beschreibung und in den Figuren durchaus einseitig zugespitzte Formen, wie sie beim Durchreißen biskuitförmiger Chondriosomen auftreten müßten. Bei Urostyla sah er die Chondriosomen selten Biskuitform annehmen (S. 527), wie auch aus seiner Abbildung (Fig. 60) hervorgeht.

Fig. 60. Figur, welche die gleichzeitige Teilung der Chondriosomen und des Mikronukleus von Urostyla grandis nach Fauré-Fremiet demonstrieren soll. Fauré-Fremiet (1910a, Fig. 2).

Da Fauré-Fremiet kein einzelnes Chondriosom in der Teilung beobachtet hat, die Formänderungen der zähflüssigen Chondriosomen auch durch die Zustandsänderungen des Zytoplasmas und die teilweise Lösung der Chondriosomen während der Teilung zustande gekommen sein können, so kann man sagen, daß es durchaus unbewiesen ist, daß sich diese Chondriosomen teilen.

Als Beweis dafür, daß alle Chondriosomen eines Individuums der Metazoen ihren Ursprung von den Chondriosomen der Eizelle nehmen, aus welcher das betreffende Individuum entsteht, wird ferner auch die Tatsache betrachtet, daß man die Chondriosomen im Ei, in allen Blastomeren, in allen Embryonalzellen einer Spezies ge-

funden hat und sie erst in den meisten Zellarten bei der definitiven Entwicklung nicht mehr findet. So ist z. B. beim Huhn diese Tatsache für das Ei (siehe Duesberg 1911, S. 697—699), für alle Zellen des Embryos (Meves 1908, Duesberg 1910) nachgewiesen worden. Dabei kann man auch sehen, daß die Chondriosomen bei der Teilung der Zellen nicht alle gelöst werden, sondern auf die Tochterzellen übergehen (Meves 1908, Duesberg 1910, S. 616). Meves (1910) beschreibt diese Tatsache folgendermaßen:

„Auf dem Stadium des Muttersterns liegen die Chondriokonten im Umkreis der Teilungsfiguren verstreut. Auf dem Stadium des Doppelkerns umgeben sie tonnenförmig die Spindel zwischen den Tochterchromosomen, während sie die Spindelpole frei lassen. Nach diesem Stadium sammeln sie sich in dem Raum zwischen den beiden Chromosomengruppen. Dabei scheinen sie vielfach in kürzere Stücke zu zerfallen oder auch stärker gewundene und geknickte Formen als sie vorher hatten, anzunehmen. Bei der Zelldurchschnürung wird die Masse der Chondriokonten wie der ganze Zelleib selbst sanduhrförmig durchgeteilt. In beiden Tochterzellen liegt je ein Komplex von Chondriokonten auf den äquatorialen Seiten der Tochterkerne."

Wenn nun auch in jeder sich entwickelnden Zelle zu jeder Zeit Chondriosomen lägen, was mir durchaus nicht erwiesen zu sein scheint, da nicht danach gesucht worden ist, ob nicht auch einmal eine nicht völlig entwickelte Zelle vorkommt, die keine Chondriosomen führt, so würde daraus doch nicht hervorgehen, daß alle Chondriosomen aus anderen durch Teilung hervorgegangen seien.

Es könnte sich ebensogut so verhalten, daß die Chondriosomen als wichtige Reservestoffgebilde niemals alle in einer Zelle gelöst würden und daß zugleich für die, welche gelöst würden, eine ähnliche Anzahl neu gebildet würde.

Man könnte zuletzt die meiner Meinung nach unbewiesene Angabe, daß die Chondriosomen als Überträger erblicher Eigenschaften bei der Befruchtung eine Rolle spielten (siehe Benda 1914, S. 31 und Duesberg 1911, S. 595), daß sie in das Zytoplasma der Eizelle eindrängen und sich dort mit den Chondriosomen des Eiplasmas mischten oder sogar mit ihnen verschmölzen, als Beweis dafür betrachten, daß die Chondriosomen keine ergastischen Gebilde seien, so daß sie dann mit den Allinanten nicht analog erklärt werden dürften.

Sieht man sich die über diese Verhältnisse vorliegenden tatsächlichen Angaben jedoch an, so überzeugt man sich leicht, daß sie nicht gegen die Deutung der Chondriosomen als Reservestoffante sprechen, und daß sie nicht beweisen, daß die Chondriosomen der Spermien im Ei erhalten bleiben.

Wir wollen unseren Erörterungen die Mitteilungen und Bilder der sorgfältigen Arbeit von Meves (1910—1911, S. 694) über das Verhalten der Chondriosomen in den befruchteten Eiern von Ascaris megalocephala zugrunde legen.

Das in das Ei eingedrungene Spermium enthält einen „Glanzkörper“, der sich nach der Altmann'schen Methode auch rot färbt, ferner auch zahlreiche rot gefärbte Chondriosomen. Der Kern erscheint in dem gefärbten Präparat als helle Stelle am breiten Kopf des Spermiums (Fig. 61 a). Auf dem Wege zur Eimitte nimmt das

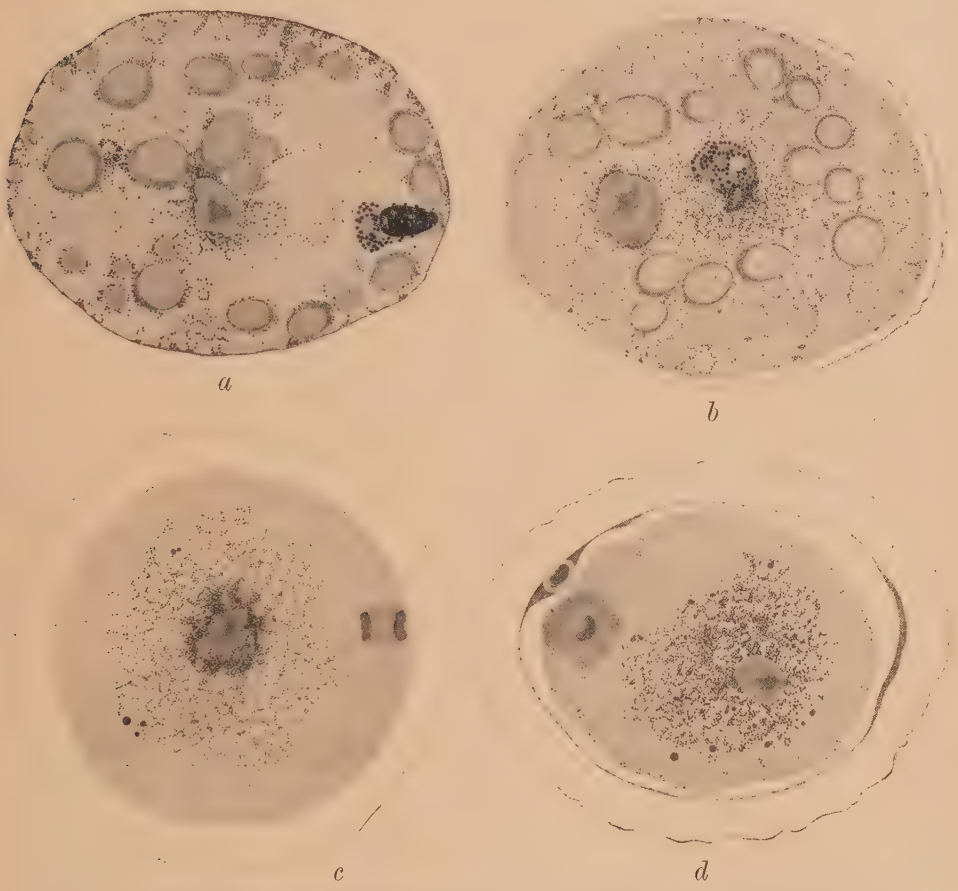


Fig. 61. Befruchtete Eier von Ascaris megalocephala, fixiert und gefärbt nach Altmann's Methode. a) Spermium unter der Eioberfläche; der Kopf mit dem hellen, den Kern vorstellenden Fleck nach dem Eimittelpunkt zugekehrt, der große „Glanzkörper“ am Schwanzende. b) Ansammlung der Chondriosomen um die Schwanzspitze des Spermiums als Mittelpunkt. Am Ort des Glanzkörpers eine helle Stelle. c) Kern des Spermiums jetzt etwas gefärbt. d) Stadium der zweiten Richtungsteilung. Spermium frei von Chondriosomen und verkleinert. Nach Meves (1910—11, Fig. 3, 8, 15, 18 der Tafeln).

Spermium amöboide Form an (Fig. 61 b) und löst den Glanzkörper nach und nach auf. In Fig. 61 b ist an Stelle des Glanzkörpers nur noch eine helle Stelle zu sehen. Wie Meves sagt (S. 696), sind zugleich die großen Chondriosomen des Spermiums mehr und mehr an dessen Oberfläche und sogar aus dieser herausgetreten. Letzeres darf man bezweifeln, da man nicht entscheiden kann, ob die am

Rand des Spermiums liegenden Körner zum Ei oder zum Spermium gehören. Bald sieht man an Stelle der großen Chondriosomen des Spermiums im Schwanzteil von diesem kleinere Chondriosomen liegen. Meves (S. 696) spricht von Zerlegen der großen Chondriosomen in kleine, wovon nichts zu erkennen ist. Bald sieht man nur kleine Chondriosomen im Spermium. Weiter vermindert sich die Zahl der Chondriosomen im Spermium, indem dabei zuerst die Mitte des Spermiums frei von Chondriosomen erscheint (Fig. 61 c). Meves sagt deshalb (S. 697): „Gleichzeitig beginnen die Plastochondrien, welche das Spermium durchsetzen, offensichtlich in das Eiprotoplasma überzutreten". Diese Deutung ist ganz willkürlich. Zuletzt erscheint das Spermium ganz frei von Chondriosomen (Fig. 61 d). Die Chondriosomen des Eies sind dann etwas größer als früher.

Wir deuten diese Bilder ohne Zwang folgendermaßen. Beim Wandern des Spermiums nach der Mitte des Eies werden die Chondriosomen ebenso wie der „Glanzkörper" gelöst. Dabei werden sie kleiner oder es werden dazwischen transitorisch kleinere durch Neubildung nach Lösung größerer neu gebildet. Die Chondriosomen des Eies werden mit dem Zytoplasma in verschiedener Weise verlagert, teilweise gelöst, zuletzt vergrößert.

Ebenso deutlich wie hier, erkennt man aus den Bildern, welche Meves (1915) von dem Verhalten der Chondriosomen bei der Befruchtung des Eies von Filaria pappilosa gibt, daß die Chondriosomen des in das Ei eindringenden Spermiums nach und nach ebenso wie die größeren Chondriosomen des Eies verschwinden. Auch hier ist es nicht erwiesen, daß aus den Spermien Chondriosomen heraus und in das Eiplasma eindringen, denn die außerhalb des Spermiums im Ei erscheinenden größeren Chondriosomen können ebensogut dort neu herangewachsen sein. Die Arbeit von Meves (1915 a) über den Befruchtungsvorgang bei Mytilus lehrt auch nur, daß die Chondriosomen mit dem Spermium in das Ei gelangen.

Die meisten der Chondriosomen genannten Ante der tierischen Zellen sind rundliche oder kurz stabförmige oder fadenförmige Gebilde, welche bei guter Fixierung glatte Umrisse besitzen. Die fadenförmigen Ante sind oft gebogen oder so gekrümmt, wie es von weichen Gebilden, die im Zytoplasma liegen, erwartet werden kann. Bei den Geschlechtszellen schwankt ihre Größe zwischen 0,3—1,5 μ (Fauré-Fremiet 1909—1910).

Sie sind ebenso wie die Allinante etwas stärker lichtbrechend als das Zytoplasma. Sie sind deshalb an lebenden Objekten vielfach beobachtet worden (siehe Duesberg 1911, S. 607). Fauré-Fremiet hat sie auch ultramikroskopisch betrachtet und in Geschlechtszellen (1909—1910, S. 546) und bei Infusorien (1909—1910, S. 491) als schwach nebelig leuchtende Flecken im Zytoplasma gesehen. Er sagt übrigens von den Chondriosomen der Ziliaten (S. 499): „On peut les voir in vivo sous deux aspects: soit comme de petites sphérules légèrement réfringentes et parfaitement homogènes, soit comme de petites vésicules dont la périphérie, plus dense, serait seule réfringente." Es ist sehr interessant, daß ich diese

stärker lichtbrechende Kontur auch beiden Allinanten der Kürbishaare (Fig. 140) gesehen habe.

Die physikalischen Eigenschaften dieser Chondriosomen genannten Gebilde stimmen also mit denen der Allinante überein.

Die mikrochemischen Eigenschaften der Chondriosomen der Metazoen und auch der Protozoen, die man angegeben findet, sprechen nicht gegen die Gleichartigkeit der tierischen Chondriosomen mit den Allinanten.

Es seien die folgenden hervorgehoben:

Formol: fixiert (Sjoebring 1900, Fig. 1a).

Formol + Pikrinsäure: fixiert (Regaud 1906—10).

Formol + Kaliumbichromat + Essigsäure: fixiert die Chondriosomen der Spermien der Säuger (Regaud 1909—10).

Osmiumsäure + Chromsäure + wenig Essigsäure; fixiert sehr gut (Benda).

Osmiumsäure + Kaliumbichromat: fixiert (Altmann).

Alkohol: fixiert die Chondriosomen der Leber nicht gut (Altmann 1890, S. 66). Sie lösen sich nicht in Alkohol, überhaupt nicht in Lösungsmitteln der Fette (Fauré-Fremiet 1909—10, S. 502).

Säuren. Fauré-Fremiet sagt: Die Chondriosomen der Ciliaten widerstehen den Säuren.

Essigsäure: Es wird behauptet, die Essigsäure löse die Chondriosomen (z. B. Duesberg 1911, S. 613).

Die Behauptung ist wohl nur aus der Angabe abgeleitet, daß sich die mit relativ essigsäurereicher Flemming'scher Lösung fixierten Chondriosomen schlecht darstellen lassen.

Nur Meves (1907, S. 418) macht bezüglich der Chondriosomen der lebenden Zellen des Bienenbodens die Bemerkung; „Bei Zusatz von Essigsäure verschwinden sie, während die von den Zentriolen ausgehenden Strahlungen hervortreten." Es ist fraglich, ob sie sich gelöst haben.

Basen: Nach Fauré-Fremiet sollen die Chondriosomen den Basen widerstehen (1909—10, S. 502).

Die Angabe ist zu allgemein gehalten: es wird wohl darauf ankommen, wie konzentriert die Basen sind. Kochen der Flügelmuskeln der Insekten mit konzentrierter Kalilauge löst deren Chondriosomen nach v. Kölliker (1888).

Färbung der fixierten Chondriosomen: Sie gelingt bei passendem Fixierungsmittel nach Benda's Methode oder nach Meves' Methode, auch nach Altmann's Methode.

Vitalfärbungen: Sie gelangen mit Janusgrün (z. B. bei Drüsenzellen [Michaelis 1900], mit Dahliaviolett, z. B. bei Oozyten von Julus [1908, Fauré-Fremiet, S. 1057] und bei Ziliaten [Fauré-Fremiet 1909—10], mit Brillantkresylblau [Ciaccio, 1911]). Neutralrot versagte bei Pyrrhocoris (Fauré-Fremiet 1909—10, S. 561).

Die Vitalfärbungen werden wohl stark von der Durchlässigkeit des lebenden Zytoplasmas für die betreffenden Farbstoffe abhängig sein.

Ferrozyankalium: Die fadenförmigen Chondriosomen in den nach Altmann fixierten Schnitten von Foraminiferen färben sich nach Salzsäurebehandlung („par l'alcool chlorhydrique") mit dem Reagens blau (Fauré-Fremiet 1911, S. 119).

Diese Tatsache ist besonders interessant, weil es bei den Pflanzen auch Allinante gibt, welche diese Reaktion zeigen. Freilich ist zu fragen, ob sie hier nicht das Eisen erst aus dem reichlich in der Testa der Zelle vorhandenen Eisenkarbonat, welches sich in der Salzsäure löste, aufgenommen haben, ob sie es auch in der lebenden Zelle enthalten. Als ich diese Reaktion auffand, war mir die Angabe über die Foraminiferen noch nicht bekannt.

Pepsin und Trypsin: v. Kölliker (1888) sagt, daß diese Enzyme wenig auf die Chondriosomen der Flügelmuskeln der Insekten wirken.

Zellsaft und Wasser: Quellungserscheinungen, die denen ähnlich sind, welche wir bei den Allinanten von Mesembryanthemum beobachteten, sind beschrieben worden für die Chondriosomen der Protozoen und der Geschlechtszellen der Metazoen. Fauré-Fremiet sagt (1909—10, S. 627): „Les altérations des chondriosomes, sous l'influence d'agents nocifs, ou d'une destruction de l'équilibre osmotique de la cellule, se traduisent presque toujours par un gonflement, qui peut être assez considérable. Les mitochondries prennent alors l'aspect de vésicules ou de boyaux dont la paroi est d'une épaisseur irrégulière et reste colorable, tandis que le centre paraît absolument fluide —".

v. Kölliker (1888) sagt über die Q-Körner der Flügelmuskeln der Insekten: „Am meisten wirkt noch Wasser auf dieselben, in welchem die Körner ungemein quellen und zu Bläschen mit ungemein deutlicher, aber ungemein zarter Membran sich verwandeln."

Nachträglich will ich noch auf die Angaben von Ivar Bang und Sjövall (1916) hinweisen, die fanden, daß die Chondriosomen der Froschleber in hypertonen Salzlösungen schrumpfen, in hypotonischen quellen und sich abrunden.

Zuletzt haben wir noch einige kompliziertere Reaktionen zu erwähnen, denen von ihren Beobachtern eine Bedeutung für die Erforschung der chemischen Natur der Chondriosomen beigelegt wird.

Über die Mitochondrien der Geschlechtszellen sagt Fauré-Fremiet (1909—10, S. 548) folgendes:

1. Les mitochondries absorbent le peroxyde d'osmium sans le réduire; mais, si après lavage on traite par un réducteur tel que l'acide pyrogallique, elles se colorent en gris foncé, tandis que le cytoplasma et surtout le noyau restent clairs et très colorables par l'aurantia. On obtient ainsi des figures semblables à celles données d'une manière inconstante par la méthode de Sjövall. La même réaction est obtenue, plus faiblement, avec le fer, le platine, l'urane, le molybdène.

2. En traitant de même des mitochondries préalablement fixées par l'acétone ou l'alcool ou sublimé et lavées à l'étuve dans l'acétone et l'alcool absolu, l'éther ou le chloroforme, on n'obtient plus l'imprégnation par les métaux sus-cités.

3. Les mitochondries sont colorables par les méthodes de Benda, d'Altmann, de Regaud. Après fixation à l'osmium, au fer, au platine, à l'urane ou au molybdène, et réduction par l'acide pyrogallique, on peut les colorer par le violet de gentiane après un mordançage au permanganate de potasse.

4. Après fixation par l'acétone ou l'alcool et lavage à l'acétone, l'alcool, le chloroforme etc., les mitochondries des Insectes et des Gastéropodes ne sont plus colorables par les méthodes précédentes, ou extrêmement peu. Elles restent fortement colorables par la fuchsine acide et l'éosine; les spermatides du Pyrrhocoris, p. ex., traitées comme il vient d'être dit et colorée par la méthode de Mallory, montrent le corps mitochondrial rouge vif, l'idiosome bleu, le noyau jaune, et le plasma neutre.

5. Après les fixations osmiques, chromo-osmiques ou chromiques, comme après fixation à l'osmium, au fer, platine, etc., réduits, les mitochondries ne sont plus colorables s a n s m o r d a n ç a g e que par la fuchsine acide, l'orange G et l'éosine:

Ces résultats sont tout à fait comparables à ceux obtenus par Regaud pour les mitochondries du testicule du Rat. On en peut dégager les conclusions suivantes:

1. Les mitochondries, considérées comme éléments morphologiques, sont i n s o l u b l e s dans t o u s les solvantes des graisses. On ne peut donc admettre qu'elles soient constituées par de simples gouttelettes de nature grasse.

2. Le passage des mitochondries dans les solvants des graisses modifie considérablement leur colorabilité et empêche généralement de les colorer par les méthodes qui leur sont spéciales.

3. Comme Mayer, Schaeffer et moi l'avons montré, les méthodes caractéristiques des mitochondries colorent les acides gras en général, et un certain nombre de corps gras plus ou moins compliqués. Il est donc logique d'admettre avec Regaud que le passage dans l'alcool, l'éther, le chloroforme, l'acétone, etc., a enlevé à la mitochondrie une substance grasse qui était la cause de la colorabilité spécifique de cet élément. Cette substance ne saurait être seulement de la lécithine,

puisqu'elle est soluble dans l'acétone. D'autre part, comme même après l'action énergique et de longue durée des solvants des graisses, les mitochondries gardent encore quelques propriétés de colorabilité telle que leur grande affinité pour la fuchsine, on peut admettre que la substance grasse caractéristique des mitochondries soit constituée par des acides gras en combinaison d'adsorption avec une substance albuminoïde. Les expériences que nous avons réalisées in vitro dans ce sens nous ont donné en effet des granulations qui présentent toutes les réactions des mitochondries et en particulier la persistance de certaines réactions après action des solvants des graisses."

Der Schluß, daß die Substanz der Chondriosomen aus einer Adsorptionsverbindung von Fettsäuren und einem Eiweißkörper bestände, scheint mir durch die Tatsachen, welche Regaud und Fauré-Fremiet anführen, durchaus nicht bewiesen zu sein. Die Vorgänge bei den Färbungen sind so komplizierter Art, daß sie solche Schlüsse nicht erlauben. Schon die Wasserentziehung durch die Fettlösungsmittel kann bei Eiweißgallerten und Eiweißsolen eine wesentliche Veränderung der Färbbarkeit herbeiführen.

Selbst die Tatsache, daß die Chondriosomen sich nach Fixierung mit Osmiumsäure und Reduktion mit Pyrogallol mehr oder weniger grau färben, daß aber diese Graufärbung unterbleibt, wenn man vorher mit Alkohol fixiert und mit Äther, Chloroform oder Azeton usw. wäscht (S. 622), braucht durchaus nicht durch das Vorhandensein von Fett in den Chondriosomen bedingt zu sein.

Ganz ähnlich verhält es sich mit dem Schluß, den Regaud aus seinen Erfahrungen mit der Färbbarkeit der Chondriosomen macht. Er findet, daß mit Pikrinsäure-Formol fixierte und darauf mit Kaliumbichromat gebeizte Chondriosomen sich durch Eisenhämatoxylin färben lassen, daß diese Färbung dagegen nicht mehr gelingt, wenn man die Präparate vor der Chromierung mit Alkohol behandelt.

Er schließt daraus (1908, S. 719): „que la substance caractéristique des mitochondries, soluble dans l'alcool tant qu'elle n'a pas été chromisée devient insoluble (donc colorable) après chromisation". Man vergleiche auch Regaud et Policard (1913).

Als Resultat unserer kritischen Untersuchung der in der Literatur über die Eigenschaften der Chondriosomen mitgeteilten Angaben ergibt sich der Satz: Die Eigenschaften der von Benda, Meves und Duesberg zu den Chondriosomen gestellten Gebilde der tierischen Zelle stehen nicht im Widerspruch mit der Annahme, daß Allinante und Chondriosomen analoge Gebilde seien.

Ob man sie so bezeichnen darf, müssen weitere Untersuchungen und die Vergleichung aller für beide Gruppen von Gebilden bekannt gewordenen Eigenschaften lehren. Vorzüglich müssen Untersuchungen über alle Eigenschaften jeder einzelnen Chondriosomenspezies vorgenommen werden.

Sollte sich mikrochemische Übereinstimmung der Substanz der Chondriosomen mit der der Allinante ergeben, so müßten die betreffenden „Chondriosomen" vom chemischen Standpunkt aus auch als Allinante bezeichnet werden, als Gebilde, die aus Allin bestänaen.

β. Die größeren nicht kristallinischen, optisch homogenen oder inhomogenen Eiweißante des Zytoplasmas pflanzlicher und tierischer Eier.

In dem Eier-Zytoplasma der Gymnospermen sind anscheinend nur (?) mit Eiweißstoffen (?) angefüllte Vakuolen gefunden worden, welche noch einer genaueren Untersuchung bedürfen. Schon Hofmeister hat sie gesehen und als „Keimbläschen" bezeichnet. Goroshankin (1883, S. 3) sagt, sie hätten große Ähnlichkeit mit Zellkernen und seien keine Vakuolen, wie Strasburger meine. Strasburger hat ihre Natur anscheinend von vorne herein richtig erkannt. Er fand schon (1884, S. 50), daß Alkohol die Ante koaguliere und daß viele von ihnen „nukleolusartige Klumpen" enthalten. Er meint, sie müßten Eiweißkörper sein. Blackmann (1898) bemerkt (S. 417), daß die Zahl der in den Eiern von Pinus silvestris vorkommenden „Proteid Vacuoles" sehr variiert, daß sie in fixiertem Material als mehr oder weniger sphärische Massen erscheinen und daß sie von einer Vakuolenwand umgeben sind. In Fig. 30 bildet er ein fixiertes und gefärbtes Eiweißant von 3,3 μ Durchmesser ab und sagt von ihm, daß es aus einer Anzahl von Körnern, die tief gefärbt seien und einer Anzahl von weniger tief gefärbten Massen bestände. Einige der größeren Massen schlössen wieder kleinere ein und einige seien strahlig gebaut.

Auch Chamberlain (1899, S. 273) bildet ebenfalls, wohl mit Flemming fixierte und mit Eisenhämatoxylin gefärbte Proteinante (Fig. 6p) als recht zusammengesetzte Gebilde ab. Er zeichnet in den großen Anten rundliche Einschlüsse, in deren Inneren dunkle Körner liegen. Miyake (1903, S. 361) gibt noch einige Literaturnachweise. Zacharias (1910, S. 157) sagt, daß die Gebilde „aus verdaulichen Eiweißstoffen und unverdaulichen Substanzen" bestehen, „welche jedoch die Eigenschaften der Kernnukleine nicht besitzen".

Im Zytoplasma der tierischen Eier kommen anscheinend ganz ähnliche Eiweißante zur Ausbildung wie in den Eiern der Gymnospermen.

Ganz ähnlich wie in den Reservestoff-Zellen der Samen der höheren Pflanzen werden im Zytoplasma der tierischen Eier allerhand Reservestoffe, vorzüglich Eiweißstoffe, Fette und Kohlehydrate in Form ergastischer Ante abgelagert. Die Gesamtheit dieser ergastischen Gebilde fassen die Zoologen und Anatomen jetzt meist unter dem Namen Dotter zusammen (Lubosch 1913 z. B.). Waldeyer (1906, S. 432) sagt Dottersubstanz. Unter diesen Dottersubstanzen spielen nun „Dotterkörper" eine Rolle, von denen z. B. Waldeyer (1906, S. 245) sagt: „Die Dotterkörper sind im wesentlichen aus Eiweißstoffen gebildet und zeigen verschiedenartige Konsistenz, vom Zähflüssigen bis zum Festen." Eine Reihe dieser Dotterkörper können nun wahrscheinlich zu unseren hier zu besprechenden Eiweißanten gestellt werden. Ich will einige Angaben über solche Gebilde aus der Literatur hier zusammenstellen.

Säugetiere.

Ebner (1901) beschreibt für das Ei des Rehes Kugeln mit lichtem Kern, die ausnahmsweise auch Eiweißkristalle enthalten.

Vögel.

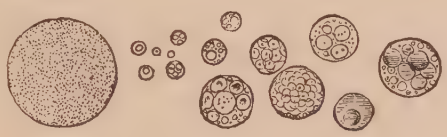
Ganz wahrscheinlich gehören die Dotterkörper des weißen Dotters der Vögel hierher. Waldeyer (1906) sagt von diesen (S. 247): „Die Kugeln des weißen Dotters

sind sehr verschiedener Größe, von allerfeinsten punktförmigen Körpern an bis zu Körpern fast von der Größe der gelben Dotterkugeln und führen je nach ihrer Größe ein oder mehrere stark lichtbrechende kugelige Gebilde als Inhaltskörper. Die Haupt- oder Hüllmasse der Kugeln ist eine zähflüssige Eiweiß- (Vitellin) -Lösung, die Inhaltskörper dagegen sind festere Massen von strahligem Bruch und enthalten vakuolenartige Inhaltsgebilde.“ In der beistehenden Fig. 62 sind die weißen Dotterkörper des Hühnereies abgebildet.

His (1901, S. 181) sagt von den weißen Dotterkugeln der Vögel: „Bekanntlich stellen sich diese im frischen Zustand als zartwandige Blasen dar, mit dünnflüssigem Inhalt. Ihre Innenkörper dagegen, soweit es sich nicht um kleinere Körner handelt, sind solid von strahligem Bruch und sie enthalten kleine Innengebilde oder Vakuolen, die ich seinerzeit für Kernkörperchen gehalten hatte. Salzsäure (1 pro Mille) löst die Hülle, während die Inhaltskörper erblassen und stark aufquellen. Über die Einwirkung von Chromsäure und von chromsauren Salzen habe ich in meinen älteren Arbeiten berichtet. Die Mehrzahl der Cytoide zerfällt und ihr flüssiger Inhalt wird zu einem körnigen Gerinsel.“ Rührt man Eidotter mit 5proz. Kochsalzlösung an, so schrumpfen die weißen Cytoide zusammen und senken sich zu Boden, einen Niederschlag bildend. „Er besteht aus stark lichtbrechenden, glasig aussehenden Körpern von eckig geschrumpften Formen. Sie zeigen keine Differenzierung von Hülle und Innenkörper.“

Einige Angaben über die Eiweißarte der Vogeleier, welche uns jedoch wenig nützen, findet man auch bei Loyez, 1905, S. 339.

Mischer (1866) hat die weißen Dotterkugeln isoliert. Sie lassen sich erhalten, wenn man den Dotter mit Äther erschöpft und dann mit 10proz. Kochsalzlösung behandelt. „Die Trübung rührt lediglich her von den nach Lösung der Hülle freigewordenen Inhaltskörpern der Dotterelemente.“ Mischer konnte diese jedoch nicht abfiltrieren (sie würden sich wohl zentrifugieren lassen) und deshalb behandelte er sie mit Pepsinlösung. Es blieb ein pulverförmiger Rückstand, der noch die Struktur der „Dotterkerne“ zeigte. Der Rückstand war in verdünnter Salzsäure unlöslich, löslich in Sodalösung oder rauchender Salzsäure. Er lieferte ungefähr 3,5 Proz. P, 0,99 Proz. S, 13,5 Proz. N. Mischer schloß, daß der Rückstand eine phosphorhaltige albuminoide Substanz sei, die zu den Nukleinen gehöre. Er hatte wohl nicht die unveränderte Substanz der Dotterkörner, sondern ein durch Spaltung entstandenes, unreines Pseudonuklein in den Händen.



A *B*

Fig. 62. Dotterkörper vom Hühnerei nach Balfour aus O. Hertwig's Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte. 7. Aufl., Fig. 10. *A* Dotterkugeln des gelben Dotters. *B* Dotterkugeln des weißen Dotters verschiedener Größe und Entwicklung mit ihren Inhaltskörpern.

Reptilien.

Radlkofer (1859, S. 132) beschreibt die Dotterkörner von Testudo tabulosa nach Spiritusmaterial fast reifer Eier (S. 135) als durchscheinende, harte, rundliche Körper von 0,002—0,1 mm Durchmesser. Ihre amorphe Grundmasse erscheint durch zahlreiche Höhlchen granuliert und umschließt einen oder mehrere drusenförmig verbundene rhombische Kristalle.

Amphibien.

Jörgensen (1910, S. 583) beschreibt die Eiweißarte der Eier von Proteus, die er „Eiweißplättchen“ nennt. Sie entstehen nach ihm als kleine, mehr und mehr heranwachsende Körnchen, die zuletzt einen Durchmesser von 2—3 μ erlangen und eine rundliche, ellipsoidische oder biskuitförmige Gestalt besitzen. Sie werden bei Färbung mit Eisenhämatoxylin durchaus schwarz gefärbt, zeigen hingegen „nach Fixierung mit Osmiumgemischen“ eine Anzahl rundlicher Einschlüsse (Fig. 12, Taf. 42), welche Jörgensen „Vakuolen“ nennt, obgleich sie nach der Zeichnung dichter zu sein scheinen als die Grundmasse der Eiweißarte.

Zacharias (1887) untersuchte Dotterkugeln (Dotterplättchen) des Frosches aus winterlichen Eierstockeiern, die er mit destilliertem Wasser ausschlämmte, mikrochemisch.

Fische.

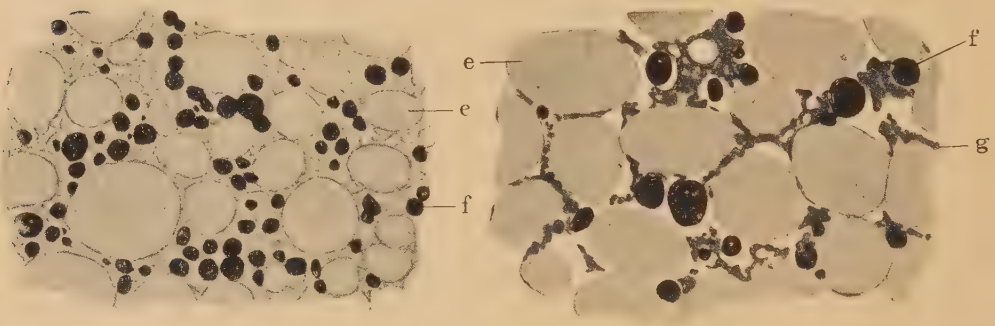
His (1900, S. 183) macht Angaben über die „Cytoide“ der Eier der Selachier. Er sagt S. 186: „Die Dotterplättchen (unsere Eiweißkristalle) liegen dem Eiinhalt

nicht nackt eingelagert, sondern sie sind von einer doppelten Hülle umgeben, einer inneren dicht anliegenden (die wir als Grundmasse, nach Analogie der Aleuronkörner, bezeichnen können), gegen Lösungsmittel resistenteren Haut und einem äußeren hyalinen Substanzmantel (der meiner Vermutung nach wohl dem Zytoplasma zugehören wird). Letzterer wird von destilliertem Wasser, von Salzlösungen und von verdünnter Salzsäure verflüssigt."

Valenciennes et Frémy haben die Eiweißkristalle der Dotterkörner eines Selachiers, der Raja clavata (Nagelrochen) (1854, S. 481) isoliert und makrochemisch untersucht. Sie lösen sich in konzentrierten Säuren, in verdünnten, mit Ausnahme der Essigsäure und Phosphorsäure, nicht. Sodalösung löst, Ammoniak anscheinend nicht. Er fand darin keinen Schwefel (elle ne parait pas contenir de soufre), C 51, H 6,7, N 15, P 1,9, O 25,4. Es handelt sich höchstwahrscheinlich um ein Ichthulin, ähnlich wie das des Torpedo marmorata, welches Rothert (Beiträge zur chem. Physiologie und Pathologie. 5, 1904, S. 447) untersuchte.

Radlkofer (1859, S. 90) und Valenciennes et Frémy (1854, S. 528) haben die Eiweißkristalle, die wahrscheinlich den Dotterkörnern angehören, aus dem unreifen Karpfenei nur mikroskopisch untersucht, da sie sich wegen ihrer Wasserlöslichkeit nicht isolieren ließen.

Walter (Zeitschr. f. phys. Chemie. Bd. 15, 1891, S. 477) hat sein Ichthulin



A *B*

Fig. 63. Zytoplasma des Eies von Tenebrio molitor (Mehlwurm) mit ergastischen Einschlüssen. A. Zytoplasma des Eies mit Eiweißanten (*e*) und Fettropfen (*f*); Glykogen gelöst. B. Zytoplasma mit Glykogen (*g*), Fett (*f*) und Eiweißanten (*e*). Vermutlich finden sich auch Chondriosomen im Ei, die hier nicht dargestellt worden sind. *A.* nach Fig. 65 von Buchner (1915), *B.* nach Fig. 64a von Buchner.

nicht aus isolierten Dotterkörnern oder Eiweißkristallen, sondern aus zerriebenen unreifen Eiern gewonnen.

Insekten.

Buchner (1914, S. 122) bildet die Dotterkugeln des Eies von Tenebrio ab, die vermutlich auch hierher gehören. Seine Abbildung ist in Figur 63 wiedergegeben.

Auch die zuletzt besprochenen Eiweißante der Tiere sind, wie wir sehen, nur unvollkommen untersucht, und ihre morphologische und mikrochemische Erforschung ist erwünscht. Auch wäre es möglich, die Makrochemie der Dotterkugeln des weißen Dotters der Vögel weiter zu klären, die ja nach den Angaben von His (1901) isolierbar sind.

Die nicht kristallinischen größeren Eiweißante des Zytoplasmas der Leberzelle.

Berg (1912, 1914, 1914a) hat bei gut gefütterten Fröschen und Salamandern, auch bei Kaninchen, größere Eiweißante von unregelmäßiger Form gefunden, welche bei ausgehungerten Tieren fehlten. Sie sind in Fig. 64 neben Chondriosomen abgebildet.

Sie werden fixiert durch Formalin, Sublimat, Flemming, Alkohol (1912, S. 252). Bei Fixation mit Alkohol waren an den größeren „Tropfen“ bisweilen Veränderungen wie Sprünge und Einkerbungen zu bemerken, wie sie bei Behandlung von zähflüssigen Substanzen mit Alkohol auftreten können. Millons Reagens färbte sie rötlich (1914a, S. 431). Bei der Methylgrün-Pyronin-Färbung (nach Pappenheim) nahmen sie wie die Nukleolen eine rote Farbe an. Bei Eisenhämatoxylinfärbung gaben sie die Farbe etwas leichter ab als das Chromatin (1912). Diese Ante sind schon von Kiransky (Anat. Anzeiger, Bd. 25, S. 435) gesehen worden.

Auch die nicht kristallinischen Ante, welche Jörgensen (1913, S. 169 und 174) in den Drüsenzellen von Piscicola fand und als

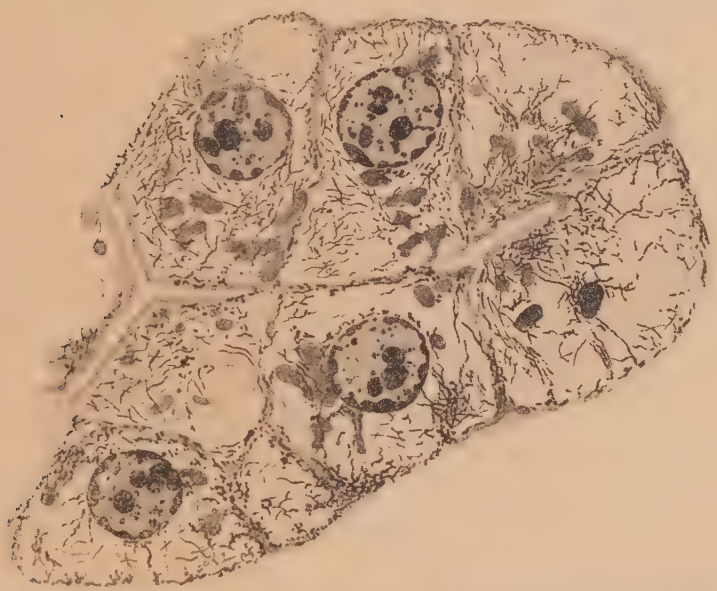


Fig. 64. Große Eiweißante und feine, dünne, fadenförmige Chondriosomen der Leberzellen eines früh gefangenen Salamanders. Fixation nach Ciaccio, Färbung mit Eisenhämatoxylin. Nach Berg (1912, S. 261, Fig. 11).

„Prosekret“ bezeichnete, gehören wahrscheinlich hierher. Sie färbten sich mit Kernfarbstoffen und verschwanden beim Hungern der Tiere.

γ. Die Aleuronkörner, gemischte Eiweißante, die eingetrockneten Zellsaftante der Samen der Gymnospermen und Angiospermen.

Literatur: Hartig (1855, 1856, 1858). Holle (1858, 1859). Trecul (1858), Nägeli (1863), Pfeffer (1872), Schimper (1878), Vines (1879, 1880, 1881), Godfrin (1884), Tschirch (1887), Rendle (1888), Werminski (1888), Lüdtke (1890), Haberlandt (1890), Belzung (1891), Bredow (1891, S. 353), Wakker (1888), Groom (1893), Dippel (1898, S. 67), Arthur Meyer (1904), Posternak (1905), Beauverie (1906), Guillermond (1907, 1908), Guillermond et Beauverie (1908), Peklo (1913), Spiesz (1904).

Nur die in der Überschrift charakterisierten Gebilde wollen wir als Aleuronkörner bezeichnen, während die ihrer Natur nach fraglichen Dinge, welche von Hartig (1856, S. 333), von Holle 1858, S. 3 Anmerkung) und von Pfeffer (1872, S. 430) für ruhende

Wurzeln und Achsen angegeben und auch Aleuronkörner genannt werden, außer Acht bleiben. Auch die „Proteinkörner“ oder „Proteinkörper“, die Molisch (1901 und 1913, S. 336) im Milchsaft von Cecropia und Brosimum fand, und welche vielleicht amorphe oder kristallinische aus Eiweiß bestehende Einschlüsse von Leukoplasten waren, gehören nicht hierher.

Die Aleuronkörner sind sehr eiweißreiche Zellsaftante, welche zuletzt zugleich mit dem ganzen Protoplasten im reifenden Samen ihr Wasser verloren haben, eingetrocknet sind. In der Mitte ihrer Entwicklung sind sie zähflüssige Eiweißante.

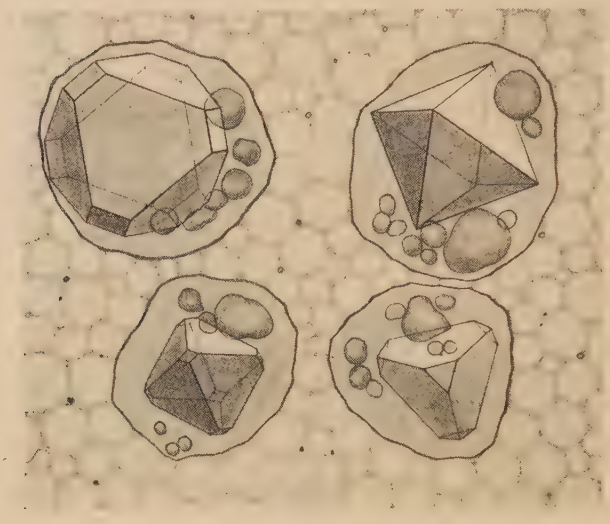


Fig. 65. Vier im Zytoplasma des Endosperms liegende Aleuronkörner von Ricinus communis. Das Bild ist nach Schnitten gezeichnet, die in absolutem Alkohol ausgewaschen, in diesem unter Deckglas liegend, durch seitlichen Zusatz von wenig Wasser sehr langsam aufgehellt wurden. Die beobachteten Eiweißkristalle sind absichtlich klar körperlich wiedergegeben. Die Zytoplasmastruktur, welche von den herausgelösten Öltröpfchen herrührt, wurde durch Behandeln der in absolutem Alkohol ausgewaschenen Schnitte mit Osmiumsäure und Färben mit Methylviolett deutlich gemacht. Der Kristall des Aleuronkornes oben links ist = 0, oben rechts $= +\frac{0}{2} \cdot -\frac{0}{2}$, unten links $= 0 \cdot \infty 0 \infty$, unten rechts $= 0 \cdot \infty 0 \infty$. Die Öltröpfchen im Zytoplasma haben einen durchschnittlichen Durchmesser von 2—2,5 μ, die Aleuronkörner von 10—12 μ.

Schon Maschke sah die (1895, S. 403) Aleuronkörner aus Zellsafttropfen entstehen. Er bezeichnet diese als Schleimbläschen und sagt von ihnen: „Hiernach ist also das Schleimbläschen die Geburtsstätte des Kleberbläschens (Aleuronkornes), und entsteht das letztere aus dem ersteren durch Entwicklung eines in dem Inneren desselben befindlichen Keims zu einem Bläschen, in welchem sich nach und nach immer größere Mengen Kasein anhäufen, während der umgebende Schleim des Mutterbläschens bis zum Verschwinden abnimmt.

Auch Gris (1864, S. 38) hat gesehen, daß die Aleuronkörner ihren Anfang als Zellsafttröpfchen nehmen. Er sah in jugendlichen Endospermzellen von Ricinus zuerst den Zellkern zentral in einer großen Zellsaftvakuole an Zytoplasmafäden aufgehängt; in älteren Zellen erkannte er zahlreiche kleine Körperchen enthaltende Vakuolen, in denen sich weiter Kristalle und Globoide bilden.

Pfeffer (1872, S. 508) fand den Kern in jugendlichen Endospermzellen an Zytoplasmafäden aufgehängt oder neben einer Zentral-

vakuole im Wandbelag liegend. Dann sah er die jungen Aleuronkörner im unreifen Samen als Proteinstoffe führende, weiche rundliche Gebilde, die sich in Alkohol härten ließen und erkannte, daß die Eiweißkristalle und Globoide vor der Bildung der Grundmasse entstehen (S. 519). Daß er die Verhältnisse der Entwicklung der Aleuronkörner nicht richtig auffaßte, geht aus seinem Urteil über die Angaben Gris' und Maschke's hervor. Er sagt: „Die Angaben von Maschke und Gris, daß die Kristalloide und Globoide innerhalb Vakuolen (Schleimbläschen Maschkes) entstehen, sind irrig und durch Beobachtungen an desorganisiertem Zellinhalt gewonnen, wie denn Gris seine Präparate durch Quetschung erhielt, wobei die Desorganisation ganz unvermeidlich erfolgt."

Klar schildert erst Wakker (1888, S. 453) die Verhältnisse. In jungen Zellen des Endosperms von Ricinus liegt zuerst der Zellkern seitlich im Zytoplasmabelag neben einer Zentralvakuole, dann rückt er in die Mitte derselben, aufgehängt an Zytoplasmasträngen. Zuletzt finden sich eine größere Zahl kleiner Vakuolen und der Kern im Zytoplasma nebeneinander. In den Zellsafttröpfchen entstehen zuerst die Eiweißkristalle, dann die Globoide. Bei Aethusa scheinen sich nach ihm die Eiweißkristalle erst während des Austrocknens des Samens zu bilden (S. 459). Bei Silybum beobachtet er, daß bei Behandlung von Schnitten von noch nicht reifen Samen, deren Aleuronvakuolen schon Globoide und Kristalle enthalten, mit Salpetersäure ein Niederschlag in dem Zellsafttröpfchen entsteht, welcher sich mit Jod und Eosin färbt, und schließt daraus, daß die Vakuolen Eiweiß enthalten, und die Tröpfchen beim Austrocknen zu Aleuronkörnern werden (S. 456). Bei der Lösung der Aleuronkörner in den keimenden Samen verschmelzen die kleinen Zellsafttröpfchen wieder, so daß eine große Zentralvakuole entsteht (S. 426).

Wakkers Angaben werden von Werminski (1888) bestätigt, welcher zeigt, daß die Zellsafttröpfchen unreifer Samen durch Liegen der Samen im Exsikkator oder der Schnitte im wasserentziehenden Zitronenöl zu Aleuronkörnern werden. Wie Pfeffer (1872, S. 521) beobachtet er, daß die Zellsafttröpfchen unreifer Samen beim Drücken der Präparate zusammenfließen können. Beim Keimen der Samen verquellen und lösen sich zuerst die Eiweißkristalle, dann die Globoide und Oxalatkristalle. Auch Beauverie (1906) und Guillermond (1908, S. 175) bestätigen diese Angaben, nur findet Beauverie bei Ricinus, daß sich zuerst die Globoide, dann die Kristalloide bilden.

Lüdtke (1890, S. 113 und Taf. II, Fig. 15) bildet die jungen Aleuronkörner wie Gris ab, will sie aber nicht als Zellsaftvakuolen bezeichnen und hält die Auffassung von Gris, Wakker und Werminski für unrichtig. Er widerlegt diese Autoren nicht und hat mit seiner Meinung sicher Unrecht. Belzung (1891) gibt eine wohl sicher unrichtige Darstellung der Entwicklung der Aleuronkörner der Leguminosen. Er meint, die Aleuronkörner entständen durch Ausfällung der Eiweißstoffe durch freie Säuren der Zelle, in deren Zytoplasma zugleich kleine Zellsaftvakuolen lägen. Sie seien anfangs homogen und unlöslich in Wasser und wüchsen

indem sich in ihnen zugleich mit Wasser gefüllte Vakuolen ausbildeten.

Zuletzt behauptet Peklo (1913) von den Aleuronkörnern der Aleuronschicht von Secale, Hordeum und Triticum, „daß in den meisten Fällen die Aleuronkörner Aussprossungen von Pilzfäden sind“ (S. 372), daß sie an stielartigen Fortsätzen der Hyphen sitzen (S. 375). Die Präparate, welche dieser Deutung zugrunde liegen, sind aus mit Flemming fixiertem Material gewonnen und mit Hämatoxylin-Heidenhain gefärbt. Er beweist nirgends, daß die Gebilde, welche er hier „Aleuronkörner“ nennt, mit dem, was wir Aleuronkörner nennen, irgend etwas zu tun haben. Was seine „Aleuronkörner“ wirklich sind, läßt sich ohne weiteres nicht sagen; er selbst hält sie für wirkliche Aussprossung von Hyphen (S. 383), für kleine Hyphenäste. Keinesfalls beweist Peklo's Arbeit irgend etwas gegen die von Maschke, Gris und Wakker über die Entwicklung der Aleuronkörner gemachten Angaben. Bei Nachuntersuchung wird es sich herausstellen, daß Peklo genau so falsch gesehen hat wie Hartig (1858, S. 125), der die Aleuronkörner durch Umbildung von Stärkekörnern entstehen ließ.

Die in Rede stehenden eingetrockneten Zellsafttröpfchen, welche zuerst Hartig (1855) auffand und Aleuronkörner oder Klebermehl nannte, während sie Holle (1858, S. 2) zuerst als Proteinkörner bezeichnete, finden sich im Zytoplasma von Perisperm, Endosperm und Embryo reifer Samen wohl ganz ausnahmslos. Sie sind, wie wir nach ihrer Entstehung erwarten dürfen, meist rundlich, bei dichter Lagerung auch vieleckig, selten langgestreckt und unregelmäßig gestaltet (Cynara scolymus; Dippel (1898, S. 69). Ihre Größe schwankt zwischen 1 und 60 μ. Sie sind allermeist farblos, doch gibt Hartig (1856, S. 266; 1858, S. 109) auch das Vorkommen grüner, indigo-blauer, rosenroter, brauner, gelber Aleuronkörner an. Spiess (1904) hat gefunden, daß es grün und gelb gefärbte Aleuronkörner nicht gibt; eine scheinbare Gelb- oder Grünfärbung wird durch neben den Aleuronkörnern liegende Chromoplasten vorgetäuscht. Dagegen stellte er fest, daß die blaue Färbung der Kleberschicht bestimmter Maisvarietäten durch in den Aleuronkörnern gelöstes Anthokyan hervorgerufen wird.

Im kompliziertesten, aber durchaus nicht häufigen Fall besteht ein Aleuronkorn aus 1. Globoiden (Name von Pfeffer 1872, S. 430; Hartig nannte sie Weißkerne, Albine, Kleinkörper, Kranzkörper, Globoide), 2. aus Eiweißkristallen (Nägeli's [1862] Kristalloid), 3. aus Kalziumoxalatkristallen, 4. aus der alle diese Gebilde einhüllenden Grundmasse (Pfeffer's Hüllmasse). Dieser zusammengesetzte Fall kommt z. B. bei Myristica surinamensis (Tschirch 1887) vor.

Häufiger sind die einfachen Fälle. So enthält z. B. Coriandrum sativum in der Grundmasse nur Globoide und Oxalatkristalle (Lüdtke 1890, S. 90). Nur Oxalatkristalle in der Grundmasse findet man in den Aleuronkörnern zentral gelegener Zellen des Endosperms von Umbelliferen (Lüdtke 1890, S. 89), während die peripheren Zellen dieses Gewebes in den Aleuronkörnern nur Globoide führen. Ebenso enthalten die Aleuronkörner der Gramineen nur Globoide in der Grundsubstanz (Groom 1893, Guillermond 1907). Aus Grund-

substanz allein bestehen die Aleuronkörner sehr vieler Samen, z. B. die von Pisum (Lüdtke 1890), Hartig (1858, S. 24 und 112), Holle (1858, S. 7), Maschke (1859, S. 410), Pfeffer (1872, S. 449, 456, 483), Lüdtke (1890, S. 73) geben an, daß die Aleuronkörner von einem Häutchen umgeben seien. Pfeffer rechnet es zum Zytoplasma, Lüdtke hält es für verschieden davon. Ich konnte an isolierten Aleuronkörnern hüllenartige Reste finden, die mir nichts weiter zu sein schienen wie anhängende Reste des Zytoplasmas.

Die Globoide sind sehr klein, bis zu 5 μ groß, rundlich, selten gestreckt, biskuitförmig oder wurmförmig oder auch traubenförmig. Sie sind spröde, farblos, von schwächerer Lichtbrechung als fettes Öl, optisch isotrop. Sie erscheinen optisch homogen, doch treten nicht selten Schichtungen bei Einwirkung von Reagentien in ihnen auf (Lüdtke 1890, Taf. IV, Fig. 10). Manchmal schließen sie auch Oxalatkristalle ein. Die Gestalt der Globoide spricht sehr dafür, daß es sich bei ihnen um einfache oder miteinander verwachsene Sphärite einer einfach brechenden Substanz handelt.

Obgleich die Trennung der Globoide von den übrigen Bestandteilen der Aleuronkörner unter Umständen gut möglich ist, sind sie makrochemisch doch noch nicht genau untersucht worden. Maschke (1859, S. 445) schließt aus der Untersuchung frei gemachter Globoide der Samen von Bertholletia, daß sie aus Schleim beständen. Da diese Aleuronkörner nur Eiweißkristalle neben den Globoiden in der Grundmasse enthalten, so hat die chemische Analyse der Asche der Aleuronkörner, welche Maschke ausführte (er fand 12% Asche), einiges Interesse für die Frage nach der Zusammensetzung der Globoide, denn es müssen alle Aschenbestandteile, welche in den Globoiden vorkommen, auch in dieser Asche zu finden sein. Maschke fand Chlor, Phosphorsäure, Magnesia, Kali, Kalzium, kein Natrium. In gleicher Weise sind für uns die Analysen von Interesse, welche Posternak (1905) von einigen isolierten Aleuronkörnern ausführte. Er gibt besonders an, daß er kein Kochsalz gefunden habe. Seine Zahlen sind die folgenden:

Sapin rouge: N 12,97; P 2,67; S 0,64; Si 0,35; K 2,50; Mg 1,25; Ca 0,37; Fe 0,09; Mn 0,25.

Tournesol (Sonnenrose): N 10,22; P 2,78; S 0,64; Si 0,24; K 2,29; Mg 1,46; Ca 0,32; Fe 0,054; Mn Spur.

Chénevis (Hanf): N 12,88; P 3,83; S 0,81; Si 0,36, K 2,71; Mg 1,67; Ca 0,27; Fe 0,028; Mn Spur.

Lupin blanc (Lupine): N 10,70; P 0,61; S nicht bestimmt; Si 0,012; K nicht bestimmt; Mg 0,28; Ca 0,11; Fe nicht bestimmt; Mn 0,11.

Pfeffer (1872, S. 472 und 476) wies nach, daß die Globoide eine Asche zurücklassen, die sich nicht in Wasser, wohl aber in Säure löst, deshalb Kalk oder Magnesia enthalten müsse. Aus dieser Asche wurden mittelst ammoniakalischer Lösung von Chlorammonium Kristalle von phosphorsaurer Ammoniakmagnesia erhalten. Aus den intakten Globoiden bilden sich auch durch eine ammoniakalische Lösung von Chlorammonium + Ammoniumphosphat

direkt Kristalle von phosphorsaurer Ammoniakmagnesia. Kalk wurde mittelst einer ammoniakalischen Lösung von Chlorammonium und oxalsaurem Ammoniak ebenfalls mikrochemisch nachgewiesen. Phosphorsäure ließ sich in den unveraschten Globoiden nicht nachweisen. Nach Behandlung der Globoide mit konzentrierter Kalilauge blieb ein Rest, der sich mit Jod und „Anilin“ färbte, was Pfeffer auf die Anwesenheit eines proteinartigen Stoffes in den Globoiden schließen läßt. Danach wären von Pfeffer in den Globoiden mikrochemisch nachgewiesen worden: Magnesia, Kalk, Phosphorsäure und vielleicht ein Proteinstoff. Nach dem, was wir aus den Analysen der Aleuronkörner wissen, wäre zu vermuten, daß die Globoide auch Kalium, Eisen, Mangan und Kieselsäure enthalten, jedenfalls wäre es danach erwünscht, daß eine quantitative Analyse der Asche der Globoide gemacht würde. Eine chemische Analyse der Globoide machte weiter Dr. Brandau. Pfeffer (1872, S. 475) sagt darüber: „Eine chemische Untersuchung, welche auf meine Bitte mein Freund, Dr. Brandau, Assistent am chemischen Laboratorium, vornahm, ergab, wie ich schon mitteilte, daß die genannten Erden an eine mit einem organischen Körper gepaarte Phosphorsäure gebunden sind. Die Analyse wurde, insoweit sie das Isolieren der Globoide bezweckte, mit Ricinussamen in der durch den mikrochemischen Befund vorgeschriebenen Weise ausgeführt, indem zunächst das Öl, dann mit verdünntem Kali die löslichen Proteinstoffe entfernt wurden, um dann mit verdünnter Essigsäure die Globoide aufzulösen. Das in Arbeit genommene Material war aber nicht ausreichend, um über den Paarling ins Klare zu kommen, indes wird Dr. Brandau die Sache weiter verfolgen; nicht unwahrscheinlich ist es aber, daß die vorliegende Säure Zuckerphosphorsäure ist. Der Gedanke an Glyzerinphosphorsäure, welche mit tierischen Albuminstoffen zusammen vorkommt, lag a priori nahe, mußte aber fallen gelassen werden, weil die Salze, welche diese Säure mit Erden bildet, als in Wasser löslich angegeben werden.“

In seiner Pflanzenphysiologie (1881, Bd. 1, S. 339) sagt Pfeffer dazu: „Zuckerphosphorsäure als Bestandteil der Globoide ist mir selbst sehr zweifelhaft. Vielleicht findet sich in denselben, wie in den Kristalloiden, gleichfalls ein Magnesiumvitalat, wie das Schmiedeberg (1887, S. 107) angibt. Dazu ist zu bemerken, daß in den Eiweißkristallen der Paranuß, auf welche sich diese Bemerkung bezieht, keine Magnesiumverbindung vorliegt, von den Kristallen Schmiedebergs es zweifelhaft ist, ob sie eine Magnesiumverbindung waren (siehe Osborne, 1910, S. 142).

Vielleicht sind zwei Beobachtungen bei ferneren Untersuchungen zu berücksichtigen. Zuerst macht Posternak (1905) die Bemerkung, daß er aus Aleuronkörnern der Fichte eine organische Säure isoliert habe, welche durch Hydrolyse einen reduzierenden Zucker geliefert hätte. Dann habe ich in meiner Arbeit über Volutin (1904, S. 149) eine eigenartige, an die Farbenreaktion des Volutins erinnernde Reaktion der Globoide angegeben.

Ich legte die mit absolutem Alkohol entölten Schnitte durch das Endosperm von Ricinus einige Minuten in reichliche Methylen-

blaulösung (1 + 10 Arthur Meyer 1903, S. 152), bis sie gut durchgefärbt waren, brachte sie dann unter Deckglas und ließ seitlich ein wenig verdünnte Schwefelsäure (1 + 10) hinzufließen. An einzelnen Stellen traten dann über den Globoiden dunkelblaue Tropfen auf. Setzte ich statt der Schwefelsäure ein Gemisch von 9 ccm 14 proz. Schwefelsäure und 1 ccm einer gesättigten Lösung von Methylenblau in 95 proz. Alkohol hinzu, so konnte ich deutlich sehen, wie sich die Globoide in blaue Kugeln verwandelten, aus denen oft Tröpfchen hervordrangen, und die sich schließlich selbst in mehrere Tropfen zerteilen konnten. Deutlicher ließ sich die Reaktion an den freien Globoiden verfolgen, wenn ich Schnitte mit verdünnter Kalilauge behandelte, dann mit Wasser wusch, mit Methylenblau dunkel färbte und dann 1 proz. Schwefelsäure hinzufügte. Die aus den Globoiden entstandenen dunkelblauen Tropfen entfärbten sich mit einem Überschuss von 1 proz. Schwefelsäure und lösten sich gleichzeitig mit der Entfärbung.

Nach dieser Reaktion könnte man daran denken, daß eine Nukleinsäureverbindung am Aufbau der Globoide teilnähme. In den Samen ist ja in der Tat auch Nukleinsäure nachgewiesen worden.

Beauverie (1906a, S. 378) zeigte im Verfolg meiner Entdeckung, daß sich die Globoide mit Blau-Unna rotviolett färbten und dabei geschichtet erschienen. Guillermond und Beauverie (1908) untersuchten das Verhalten der Globoide zu der von mir angegebenen Reaktion des Volutins und einer Reihe von Färbungsverfahren und kamen auch zum Schluss, daß die Globoide einen dem Volutin verwandten Körper enthalten. Guillermond (1908, S. 152) beobachtete, daß die Methylensäurefärbung sehr gut mit bei Formol fixiertem Material eintritt.

Von mikrochemischen Reaktionen der Globoide seien noch die folgenden angeführt:

Sie sind nicht löslich in kaltem und kochendem Wasser, sehr schwachen Lösungen von Kaliumhydroxyd und von Ammoniak.

Sie sind löslich in mit Wasser verdünnten anorganischen Säuren, Essigsäure, Weinsäure, Pikrinsäurelösung, in gesättigter Lösung von Kochsalz (Kritzler 1900, S. 70), in gesättigter Lösung von Kochsalz, die mit einer Spur Essigsäure angesäuert ist, in gesättigter Lösung von Monokaliumphosphat (Kritzler 1900), in gesättigter Lösung von Ammoniumsulfat (Tschirch und Kritzler 1900, S. 222). Langsam lösen sie sich in mit etwas Schwefelsäure angesäuertem absoluten Alkohol (Pfeffer 1872, S. 476), in einer gesättigten Lösung von Ammoniumphosphat (Lüdtke 1890, S. 79). Eine ammoniakalische Lösung von Chlorammonium + Ammoniumphosphat löst die Globoide unter Bildung von Kriställchen von phosphorsaurer Ammoniakmagnesia. Konzentrierte Kalilauge und konzentriertes Ammoniak zersetzen sie unter Zurücklassung eines sich mit Jod braun färbenden Stoffes.

Die Eiweißkristalle der Aleuronkörner wurden in dem Kapitel über die Eiweißkristalle behandelt. Dort sind ihre kristallographischen Eigenschaften und ihre Chemie besprochen. Hier mögen nur einige chemische Reaktionen derselben angeführt werden.

Kaltes Wasser: Löst nicht.
Kochendes Wasser: Koaguliert, zerstört aber die Gestalt.
Schwache Lösung von Kaliumhydroxyd: Löst.
Gesättigte Kaliumhydroxydlösung: Löst nicht (Schimper (1878, S. 19).
Pikrinsäure: Löst nicht, färbt gelb.
Konzentrierte und verdünnte Mineralsäuren, verdünnte Essigsäure: Lösen.
Gesättigte Lösung von Monokaliumphosphat: Löst nicht.
Gesättigte Lösung von Ammoniumsulfat: Löst nicht (Tschirch u. Kritzler).
Gesättigte Lösung von Magnesiumsulfat: Löst nicht oder schwer.
Gesättigte Kochsalzlösung: Löst oder löst nicht. Von Einfluß ist die Vorbehandlung mit Alkohol und Äther. (Schimper 1878, S. 19; Vines 1880, S. 61 u. S. 389).
Gesättigte Kochsalzlösung mit einer Spur Essigsäure: Löst nicht (Kritzler und Tschirch 1900).
10proz. Kochsalzlösung: Löst z. B. die Eiweißkristalle der Paranuß (Vines 1880, S. 60), löst z. B. nicht die Eiweißkristalle von Musa (Schimper 1878, S. 15).

Die Oxalatkristalle kommen in Form von Einzelkristallen oder Drusen in den Aleuronkörnern vor; z. B.: Hendyoeder neben anderen Formen bei Scorzonera hispanica; klinorhombische Tafeln in den großen Aleuronkörnern von Lupinus; Drusen bei Corylus und Aethusa Cynapium.

Die Grundmasse der Aleuronkörner erscheint unter dem Mikroskop opak, manchmal auch etwas körnig. Bei Paeonia fand sie Pfeffer (1872, S. 499) geschichtet, als er sie mit schwefelsäurehaltigem Alkohol digeriert hatte und im Wasser untersuchte. Schon Pfeffer (1872) schloß daraus, daß sich die Grundmasse mit Sublimatalkohol fixieren ließ, daß sie beim Kochen mit Wasser koaguliert wurde, aus dem positiven Ausfall der Millon'schen Reaktion und der Salpetersäurereaktion + Kali (S. 444), der Färbung der Grundmasse mit Jod und mit Farbstoffen, daß sie aus Proteinstoffen bestehen. Vines (1881, S. 63) zeigte, daß zahlreiche kristalloidfreie Aleuronkörner in Wasser unlöslich, in 10proz. und gesättigter Kochsalzlösung löslich sind und danach aus Globulinen bestehen. Es gehören dahin die folgenden Aleuronkörner. Löslich in gesättigter Kochsalzlösung nach Behandlung mit Alkohol und Äther: Lupinus hirsutus, Vicia faba, Pisum sativum, Phaseolus multiflorus, Allium cepa, Iris pumila, Colchicum autumnale, Berberis vulgaris, Althaea rosea, Tropaeolum majus, Mercurialis annua, Empetrum nigrum, Primula officinalis. Löslich in gesättigter Kochsalzlösung nach Behandlung mit Alkohol, nicht löslich nach Behandlung in Äther: Helianthus annuus, Platycodon grandiflorum, Sabal Adansoni, Delphinium cardiopetalum, Trollius europaea, Actaea spicata, Caltha palustris, Aquilegia vulgaris, Campanula rotundifolia, Dianthus caryophyllus, Brassica rapa, Lepidium sativum, Medicago sativa, Cedrus Deodara, Larix europaea, Ephedra altissima, Cynoglossum officinale, Spinacia oleracea.

Tschirch und Kritzler sagen auf Grund (1900, S. 222) der Löslichkeitsverhältnisse der Grundmasse in Wasser, Kochsalz-, Magnesiumsulfat-, Ammoniumsulfat-, Monokaliumphosphatlösung: „Die Grundsubstanz der Aleuronkörner enthält neben Globulinen vielleicht kleine Mengen von Albumosen."

Von mikrochemischen Reaktionen der Grundmasse seien folgende erwähnt:

Wasser löst die Grundmasse der meisten Aleuronkörner, z. B. die von Linum, Ricinus, Cannabis, Bertholletia, Amygdalus, Foeniculum (Kritzler 1900, S. 70), in anderen Fällen greift es die Grundsubstanz wenig an (Pfeffer 1872, S. 447—452) und soll nicht lösen die Grundmasse von Elais (Pfeffer 1872, S. 452) und Lupinus (Vines). Die Löslichkeit der Grundmasse ist übrigens durch allerhand Verhältnisse veränderbar. Nach Tschirch und Kritzler (1900, S. 222) soll schon beim Altern der Samen die Löslichkeit in Kochsalz- und Sodalösung abnehmen. Längeres Behandeln der Aleuronkörner mit Alkohol macht die Grundmasse schwerer löslich oder unlöslich in Wasser (Lüdtke 1890, S. 82; Pfeffer 1872, S. 446 und 453). Alkohol und Äther verändern die Löslichkeit in Wasser, Kochsalzlösung und Magnesiumsulfatlösung auch nach den Angaben von Vines (1800, S. 61 und S. 389).
Verdünnte Lösung von Kaliumhydroxyd: Löst.
Ammoniak: Löst.
Konzentrierte Kochsalzlösung: Löst die Grundmasse von Linum, Ricinus, Cannabis usw., nicht die von Foeniculum (Kritzler 1900, S. 70).
Konzentrierte Kochsalzlösung mit einer Spur Essigsäure: Löst die Grundmasse von Foeniculum teilweise, löst nicht die von Linum, Ricinus, Cannabis, Bertholletia usw. (Kritzler 1890, S. 70).

Konzentrierte Magnesiumsulfatlösung: Löst die Grundmasse von Linum usw., nicht die von Cannabis.
Konzentrierte Kaliummonophosphatlösung: Löst die Grundmasse von Ricinus usw., nicht die von Bertholletia.
Konzentrierte Ammoniumsulfatlösung: Löst nicht (Kritzler).
Konzentrierte Chlorammoniumlösung: Löst (Kritzler.)

c) Die Volutinante des Zytoplasmas und der Trophoplasten.

Eine kritische Besprechung der wichtigsten in Beziehung zu den Volutinanten stehenden Literatur findet man bei Grimme (1902), ferner in meiner 1904 in der botanischen Zeitung erschienenen Abhandlung über das Volutin, sowie in meinem Buch „Die Zelle der Bakterien“ (1912) auf S. 238. Dazu kommen Sumbal (1913), Henneberg (1915), Brussoff (1918), van Herweden (1917, Bd. 20).

Fig. 66. Kristallinische Volutinante der lebenden Zelle von Navicula radiosa. Die Individuen der oberen beiden Gruppen sind massiv, die der untersten Gruppe sind hohl.

Die Größe der Volutinante schwankt zwischen 0,2 und ungefähr 6 μ. Sie sind farblos, stets stärker lichtbrechend als reines Wasser und immer schwächer lichtbrechend als fettes Öl, als die Fetttropfen der Zelle (Arthur Meyer 1904, S. 123).

Das Volutin kann zuerst in Form kugelförmiger Sphärite auftreten. Dieser Fall ist selten und z. B. bei den Diatomeen Amphora ovalis und Cymbella gastroides verwirklicht (Heinzerling 1908, S. 19). Etwas häufiger sind rundliche, anscheinend aus mehreren miteinander verwachsenen Sphäriten bestehende Gebilde mit stumpfhöckeriger Oberfläche. So fand ich sie bei Navicula radiosa (Fig. 66), Heinzerling (1908, S. 19) bei Navicula radiosa, Navicula Alpha, Encyonema paradoxa, ventricosa und lunula. In manchen Fällen sind diese kugelförmigen oder rundlichen festen Ante auch hohl, so fand ich es bei Navicula radiosa. Bei Navicula cuspidata sah Heinzerling in der Höhlung der Sphärite ein bis drei sich bewegende Körnchen in der lebenden Zelle. Alle diese festen Volutinante sind doppelbrechend. Bei Amphora ovalis lag das schwarze Kreuz, welches zwischen den gekreuzten Nikols bei hoher Einstellung sichtbar wurde, schräg zur Polarisationsebene, bei den anderen Formen fiel es mit der Polarisationsebene zusammen (Heinzerling 1908, S. 20). Auch bei den Zyanophyzeen kommen feste und kristallinische Volutinante vor. Fischer (1905, S. 92) stellte fest, daß die bis 6 μ großen Volutinante des Zentralkörpers von Oscillaria princeps zwischen gekreuzten Nikols ein schwarzes Auslöschungskreuz zeigten.

Sehr häufig sind die Volutinante zähflüssig oder breiförmig, also wohl steife Gallertmassen. Ich sagte z. B. von dem Bakterien-Volutin (1912, S. 143): „Eigenschaften des Volutins (Grimme 1902, S. 38, Arthur Meyer 1903, S. 80 und 1904, S. 116). Das Volutin kommt in den Bakterien in Form kleiner, farbloser, amorpher, im Zytoplasma liegender Massen vor, welche etwas stärker als das Zytoplasma, etwas schwächer als die Fettropfen lichtbrechend sind.

Man kann mit ziemlicher Sicherheit nachweisen, daß die amorphen Volutinmassen steifbreiig oder sehr zähflüssig sind, wenn man Individuen mit größeren Körnern, z. B. solche von Spirillum volutans, vorsichtig zerquetscht. Keinesfalls sind die Volutinkörner der Bakterien spröde und brüchig, zwischen den gekreuzten Nikols erscheinen sie niemals hell." Zähflüssig und weich fand die Volutinante auch Schubotz (1905, S. 31) bei Amoeba.

Übergänge zu den Zellsaftanten bilden zuletzt die sich mit Methylenblau tief blau färbenden mit wässerig flüssiger Lösung erfüllten Vakuolen, welche unter Umständen in den Zellen von Saccharomyces-Arten auftreten (Arthur Meyer 1904, S. 130).

Nachdem ich die ergastischen Einschlüsse, welche neben Fetttropfen und Glykogenanten in den Zellen von Spirillum volutans vorkommen, als „Volutanskugeln" hatte bezeichnen lassen (Grimme 1902, S. 37), habe ich (1903, S. 80) den Namen Volutin für diejenigen Substanzen der Zelle eingeführt, welche sich mikrochemisch wie die Volutanskugeln verhalten. Über die mikrochemischen Reaktionen des Volutins findet man genaues bei Grimme (1902), Arthur Meyer (1904, S. 116 und 1912, S. 243).

Die wichtigsten Reaktionen des Volutins sind die folgenden:

Wasser von 80 Grad löst die Ante in 5 Minuten, siedendes noch schneller. Im Gegensatz zum Allin ist das Volutin also durch siedendes Wasser nicht koagulierbar.

Schwefelsäure und auch Salzsäure, 5proz.: Nach 5—10 Minuten tritt Lösung ein.

Schwefelsäure oder Salzsäure, 1proz.: Löst bei 28 Grad erst innerhalb 24 Stunden (Grimme, S. 41).

Salpetersäure, konzentriert: Löst sofort.

Jodjodkalium: Färbt nur jodgelb.

Alkohol, absoluter: Löst nicht, bei längerer Behandlung fixiert er, so daß die Löslichkeit im Wasser von 80 Grad abnimmt (Grimme, S. 45).

Osmiumsäure, 1proz.: Färbt Volutin nicht, fixiert etwas. Die nach der Fixierung bewirkte Methylenblaufärbung erweist sich gegen einstündige Einwirkung von 1proz. Kalilauge widerstandsfähig (Grimme, S. 44). Das mit Osmiumsäure fixierte Volutin löst sich noch in heißem Wasser.

Formaldehyd: Es fixiert bei längerer Einwirkung die Volutinante derart, daß sie in kochender Methylenblaulösung gefärbt werden und erhalten bleiben, während sie sich ohne Formaldehydbehandlung in der Farbstofflösung lösen. Sie lösen sich dann auch in Wasser von 100 Grad nicht mehr.

Pikrinsäure, wässerige, gesättigte Lösung: Fixiert es nach längerer Einwirkung so, daß es sich weder in kaltem noch in kochendem (Heinzerling 1908, S. 21) Wasser mehr löst.

Kalilauge 2proz.: Löst schnell. Ebenso wirkt Natriumkarbonatlösung.

Pepsin: Wirkt nicht stärker lösend als das angesäuerte Wasser, welches zur Lösung des Enzyms im Reagens benutzt wird.

Trypsin: Eine Trypsinlösung greift die Volutinante nicht schneller an als Wasser.

Chloralhydratlösung (5 Chloralhydrat + 2 Wasser): Löst innerhalb 5 Minuten die Volutinante noch nicht, wohl aber bei tagelanger Einwirkung.

Eau de Javelle: Löst in 5 Minuten.

Methylenblau-Schwefelsäure (Methylenblaulösung [1+10]: 1 Vol. einer gesättigten Lösung von Ehrlich's Methylenblau in 95proz. Alkohol und 10 Vol. Wasser. Schwefelsäure (1proz.): Die Methylenblaulösung färbt, im Überschuß zugesetzt, die Volutinante tief blau, sie quellen dabei oft stark auf. Mit Formol fixiertes oder angetrocknetes Material läßt sich noch besser zur Färbung verwenden. Fügt man zu dem gefärbten Präparat 1proz. Schwefelsäure hinzu, so bleibt die Volutin-Methylenblauverbindung erhalten.

Methylenblau-Jodjodkalium-Natriumkarbonat: Färbt man das Material mit Methylenblaulösung 1 + 10 gut durch und setzt dann Jodjodkaliumlösung hinzu,

so färbt sich der Protoplast braun, das Volutin schwarz, indem sich das Jodhydrat des Methylenblaus bildet. Fügt man, nach Absaugen des Jodjodkaliums, 5proz. Natriumkarbonat-Lösung hinzu, so verblaßt alles bis auf das Volutin, welches sich nur langsam entfärbt und zuletzt löst.

Millon's Reagens (siehe Arthur Meyer 1904, S. 118): Färbt nicht und löst das Volutin.

Vanillin-Salzsäure: Färbt nicht.

Molybdänschwefelsäure (0,5 g molybdänsaures Ammonium in 1 ccm Wasser gelöst, 10 ccm konzentrierte Schwefelsäure hinzugefügt; Kohl 1903, S. 24): Soll nach Kohl die Volutinante der Zyanophyzeen indigoblau färben, wird demnach auch mit anderen Volutinanten so reagieren.

Verhalten der unveränderten Volutinante gegen Farbstoffe. Fuchsin, Methylviolett färben sehr intensiv. Bismarckbraun, Safranin färben. Eosin, Boraxkarmin färben nicht. Hämatoxylinlösungen färben.

Verhalten der Volutinante bei komplizierten Fixierungs- und Färbungsmethoden. Färbemethode nach Gram liefert die Volutinante ungefärbt. Bei Heidenhain's Hämatoxylin-Eisenalaun-Färbung färben sie sich schwarz, entfärben sich aber bei der Differenzierung in Eisenalaun meist vor den Kernen (Guilliermond 1902, S. 234 und 235). In mit Jod oder Quecksilberchlorid fixierten und mit Delafield'schem Hämatoxylin gefärbten, mit salzsaurem Alkohol differenzierten Präparaten bleiben die Volutinante ungefähr ebenso gefärbt wie die Nukleolen und Chromosomen (Haematococcus nach Reichenow 1909; siehe jedoch S. 24).

Benda-Färbung fällt positiv aus.

Da Sumbal (1913) die von mir angegebenen Reaktionen nicht genügend berücksichtigte, kommt er zu falschen Schlüssen. Über die chemische Natur der Substanz, aus welcher die Volutinante bestehen, würde man Sichereres aussagen können, wenn nur eine Art von Volutinanten makrochemisch untersucht worden wäre, wenn nur das Volutin einer Pflanzenspezies, z. B. das sicher nicht allzuschwierig zugängliche Volutin der Hefe, makrochemisch dargestellt, untersucht und mikrochemisch mit den Volutinanten verglichen worden wäre. Leider fehlt uns eine solche Untersuchung immer noch.

Ich habe seinerzeit (1904, S. 119) das Volutin mikrochemisch mit der aus Hefe von Kossel dargestellten Nukleinsäure verglichen und bin danach zu dem Schluß gekommen, daß zwar das Volutin keine freie Nukleinsäure sein könne, daß es aber wahrscheinlich eine Nukleinsäureverbindung sei. Da das Volutin weder die Biuretreaktion noch die Millon'sche Reaktion liefert, ist anzunehmen, daß es kein Nukleoproteid ist, was auch durch die Resultate der mikrochemischen Versuche, welche ich mit Kalbsthymus anstellte, unterstützt wird. Von Interesse für die Frage nach der chemischen Zusammensetzung des Volutins ist die Erfahrung von Henneberg (1915), daß Phosphate die Volutinbildung stark anregen, die von Reichenow (1909, S. 24), daß Haematococcus pluvialis in phosphorfreier Nährlösung kein Volutin erzeugt, von van Herweden (1917), daß Kulturen der Hefe auf phosphorfreiem Nährboden kein Volutin enthalten. Auch Doflein's (1918) Versuche mit Polystomella lehrten dasselbe.

Die ergastischen Gebilde, welche die mikrochemischen Reaktionen des Volutins geben, sind wahrscheinlich nicht alle von ganz gleicher Zusammensetzung. Es deuten darauf kleine Unterschiede im Ausfall der Reaktionen, vorzüglich der Lösungsreak-

tionen der verschiedenen Volutinante hin. Aber diese Unterschiede sind meist so gering, daß man wohl annehmen darf, alle Substanzen, welche die verschiedenen Volutinante zusammensetzen, seien Glieder einer chemischen Gruppe, welche wir vorläufig „Volutine“ nennen wollen. Manche Angaben über die Eigenschaften der Volutine sind noch nachzuprüfen, so z. B. einige Angaben über das Verhalten der Zentralkörner der Zyanophyzeen (siehe dazu Zacharias 1910, S. 217).

Weiter in ihren Reaktionen von den Volutinanten abweichende ergastische Gebilde, wie die aus „β- und α-Volutin“ bestehenden Ante (Arthur Meyer 1904, S. 122), sind hier unberücksichtigt geblieben.

In den allermeisten Fällen liegen die Volutinante im Zytoplasma der Zellen, selten in den Trophoplasten; niemals fand ich Volutin in den Zellkernen. Im Zytoplasma sind die Volutinante sehr häufig direkt vom Zytoplasma umgeben. So findet man sie meist in den Zellen der Pilze und Bakterien. Doch finden sie sich auch häufig eingebettet in Zellsaftante, mit diesen gemischte Zellsaftante bildend. So beobachtet man sie häufig in Zellsaftanten schwimmend und oft in lebhafter Bewegung begriffen bei den Hefepilzen, bei Aspergillus und Penicillium glaucum (Arthur Meyer 1904, S. 125), ebenso bei vielen Diatomeen (Arthur Meyer 1904, S. 125; Heinzerling 1908, S. 18). Volutin in den Trophoplasten fand ich z. B. bei Coleochaete (1904, S. 126). Es lag in den Chloroplasten in Form zahlreicher Körner zwischen den stromatischen Stärkekörnern nicht in der Umgebung der Pyrenoide und nirgend sonst in der Zelle.

Das Vorkommen der Volutinante im Organismenreich.

Obgleich das Organismenreich bisher nur oberflächlich auf das Vorkommen von Volutin hin untersucht worden ist, und obgleich die mikrochemische Untersuchung der hier als Volutinante verzeichneten Gebilde oft noch sehr unvollkommen durchgeführt worden ist, wird die folgende Zusammenstellung doch einen ungefähr richtigen Überblick über das Vorkommen des Volutins geben.

Pflanzenreich.

Angiospermae.

Kein Volutin gefunden (Arthur Meyer 1904, S. 149).

Gymnospermae.

Kein Volutin gefunden (Arthur Meyer 1904, S. 149).

Pteridophyta.

a) Filicales.
Kein Volutin gefunden (Arthur Meyer 1904, S. 149).

b) Equisetales.
Kein Volutin gefunden (Arthur Meyer 1904, S. 148).

c) Lycopodiales.
Kein Volutin gefunden (Arthur Meyer 1904, S. 148).

Bryophyta.

Kein Volutin gefunden (Arthur Meyer 1904, S. 147).

Algae.

a) Schizophyceae.
Volutinante im Zentralkörper vorkommend.
Oscillatoriaceae: Oscillaria simplicissima (Arthur Meyer 1904, S. 134), Lyngbya papyrina (Palla 1893), Symploca (Fischer 1905, S. 98), Microcoleus vaginatus (Fischer). Scytonemaceae: Tolypotrix lanata (Palla, Kohl). Nostocaceae: Nostoc rupestre, spongiaeforme (Arthur Meyer), Nostoc humifusum (Palla, Kohl), Anabaena Azollae (Palla), Anabaena inaequalis (Fischer). Rivulariaceae: Gloeotrichia Pisum (Palla). Chroococcaceae: Chroococcus turgidus (Palla). Wenn Kohl (1903) bei Spirulina, Nostoc caeruleum, Anabaena Azollae u. a. kein Volutin fand, so kann das an dem Ernährungszustand der von ihm untersuchten Individuen gelegen haben.

b) Euglenales.
Volutinante vorkommend.
Euglena (Sassi 1907, Reichenow 1909).

c) Peridineales.
Bei Ceratium cornutum kein Volutin gefunden (Arthur Meyer 1904, S. 139).

d) Bacillariales.
Volutinante verbreitet vorkommend.
Lauterborn (1896, S. 30) fand das Volutin sehr verbreitet. Benecke (1900, S. 550) beobachtet Volutin bei fast allen von ihm untersuchten marinen Diatomeen. Ich untersuchte die Volutinante zweier Spezies genauer (1904, S. 139). Heinzerling (1908, S. 18) hat 90 Arten aus 30 Gattungen untersucht und bei allen Volutin gefunden.

e) Conjugatae.
Bei zwei Desmidiaceae konnte ich kein Volutin nachweisen (1904, S. 144).

f) Zygnemaceae.
Bei Mougeotia fand ich typische Volutinante nicht (1904, S. 144).

g) Chlorophyceae.
Protococcales.
Volvocaceae: Volutinante vorkommend. Haematococcus, Chlamydomonas (Reichenow 1909), Polytoma uvella (Sassi 1907), Pleodorina (Merton 1908), Dunaliella (Hamburger 1905), Polystomella (Doflein 1918).
Tetrasporaceae: Volutinante wahrscheinlich vorkommend. Tetraspora gelatinosa (Arthur Meyer 1904, S. 145).
Pleurococcaceae: Volutinante wahrscheinlich vorkommend. Stichococcus bacillaris (Arthur Meyer 1904, S. 145), Matruchot et Molliard 1902, S. 319).
Confervales.
Coleochaetaceae: Volutinante in den Trophoplasten vorkommend. Coleochaete scutata (Arthur Meyer 1904, S. 145).

h) Phaeophyceae.
Bei der Ectocarpacee Pylayella littoralis anscheinend Volutin vorkommend.
Rhodopyceae.

i) Volutin vorkommend. Batrachospermum moniliforme im Zytoplasma (Arthur Meyer 1904, S. 147).

Fungi.

a) Ascomycetes.
Volutin reichlich vorkommend. Penicillium glaucum, Aspergillus glaucus (Arthur Meyer 1903, Fig. 17, 1904, S. 129); Guillermond (1902 und 1903 b) hat corpuscules métachromatiques, welche Volutinante sind, angegeben für Aspergillus, Penicillium, Ascobolus, Amauroascus, Exoascus, Taphrina, Peziza, Tuber, Aleuria, Acetabula, Pyronema, Ascophanus, Hypocopra.

b) Saccharomycetes. Volutin vorkommend. Ich zeigte (1904, S. 130), daß Volutin bei Saccharomyces ellipsoideus vorkommt. Raum (1891), Krasser (1893) färbten Volutinante der Hefe. Guillermond (1902) fand corpuscules métachromatiques bei mehreren Saccharomyces-Spezies, ferner bei Schizosaccharomyces octosporus und Pombe.

c) Eubacteria. Volutin in Spezies der Gattungen Bacillus und Spirillum, Sarcina und Pseudomonas vorkommend, in vielen Spezies der Gattung Bacillus sicher immer fehlend (Arthur Meyer 1912, S. 204 und 246).

d) Beggiatoales. Volutin vorkommend. Beggiatoa mirabilis (Bütschli 1890, Hinze 1902).

e) Basidiomycetes. Volutin vorkommend. Coprinus radiatus (Arthur Meyer 1904, S. 133).

f) Ustilagineales. Volutin vorkommend. Ustilago Avenae (Arthur Meyer 1904), Ustilago Maydis (Guillermond 1902, S. 215).

g) Zygomycetes. Volutin vorkommend. Rhizopus nigricans (Arthur Meyer 1904, S. 133).

h) Oomycetes. Das Vorkommen von Volutin ist fraglich. (Arthur Meyer 1904, S. 134).

Tiere.

Metazoa.

Mammalia.

In den Mastzellen (siehe Stöhr 1915, S. 82) des Hundes und der Ratte vorkommend (Guillermond et Mavas 1908). Maximow (1913; dort auch Literatur über die Mastzellen) untersuchte neuerdings die „Mastleukozyten“ des Blutes, denen er die histogenen Mastzellen gegenüberstellt. Es sind „Mastzellen“ Zellen, deren Zytoplasma von Körnchen erfüllt ist, welche sich mit basischen Farben in typischer Weise metachromatisch färben. Die Körnchen sind in Wasser löslich (S. 259). Die Beachtung der Angaben von Guillermond würde die Angelegenheit der Mastzellen fördern können.

Protozoa.

Rhizopoda. Volutin vorkommend. Amoeba proteus und villosa (Schubotz 1905). Vielleicht (?) Volutin bei Difflugia (Zuelzer 1904, S. 396: Körnchen der Chromidialsubstanz).

Sporozoa. Volutin vielleicht vorkommend. Orcheobius herpobdella (Kunze 1907). Schaudinn (1900).

Daß die Volutinante ergastische Gebilde sind, ergibt sich aus der Erfahrung, daß sie in Zellen, welche völlig volutinfrei sind, neu entstehen können. Das Verhalten der Volutinante läßt es ferner sicher erscheinen, daß die Volutinante Gebrauchsante sind. Die Volutinante verhalten sich dabei ähnlich wie die Eiweißkristalle, indem sie bei Mangel an Reservestoffen in der Zelle manchmal relativ spät und langsam angegriffen werden, unter gewissen Umständen aber relativ schnell angegriffen werden können.

Sehr schön tritt die Reservestoffnatur der Volutinante während des Entwicklungsganges der Bakterienspezies hervor. Wie Grimme (1902, S. 48) zeigte, sind die Keimstäbchen volutinbildender, sporenbildender Bakterienspezies stets frei von Volutin. Sobald aber die Bildung der typischen Reservestoffante des Fettes und Glykogens beginnt, stellen sich auch die Volutinante ein und ihre Bildung erreicht in den Sporangien, welche kurz vor der Sporenbildung stehen, ihr Maximum. Während der Bildung der Sporen wird das Volutin in gleicher Weise wie das Fett und Glykogen verbraucht. Ganz ähnliche Beobachtungen hat Guillermond für seine „corpuscules métachromatiques“ der Hefezellen (1902, S. 104, 119, 139) gemacht, die er danach für Reservestoffe erklärt hat. Guillermond fand auch, daß die Volutinante bei Mangel an Nährstoffen in der Nährlösung, in welcher die Hefe wächst, schwinden.

Guillermond sagt (1902, S. 246): „Enfin lorsqu'on place une portion de mycélium ou une certaine quantité de levures dans de l'eau distillé, on remarque que les corpuscules métachromatiques diminuent de nombre et de taille et qu'en revanche le protoplasme tout entier prend une coloration violette, comme si ces corps subissaient ici encore une dissolution. Au bout de quarante-huit heures, il n'en existe ordinairement plus qu'à l'état exceptionel et la couleur violette du protoplasme a disparu.“

In gleicher Weise findet Henneberg (1915), daß bei Züchtung von Hefe in einer beschränkten Menge von Bierwürze das Volutin mit der Zeit schwindet, aber sofort (schon nach 10 Minuten) wieder auftritt, wenn man die erschöpfte Hefe wieder in neue Würze bringt. Durch Zusatz von Pepton zur Nährlösung wird die Volutinbildung begünstigt und „das Dikaliumphosphat erwies sich als spezifischer Volutinbildner.“

Ganz ähnlich wie bei der Sporenbildung der Bakterien und der Hefen verhält sich das Volutin auch bei der Bildung der Askussporen der Askomyzeten. Guillermond zeigte das (1903, S. 254) besonders auch für die Bildung der Askussporen von Ascobolus marginatus. In den Konidien der Pilze, vorzüglich denen

der Askomyzeten wird übrigens das Volutin in ganz derselben Weise wie Fett und Glykogen sehr reichlich als Reservestoff gespeichert (Arthur Meyer 1904, S. 124).

Mit diesen Tatsachen stimmen auch die Beobachtungen, welche Reichenow (1909) bei Haematococcus machte. Er fand zuerst, daß bei Aussaat der Alge in eine begrenzte Menge Erbsenwasser das Volutin erst mehr und mehr an Menge zunahm, um dann bei Erschöpfung der Nährlösung zu schwinden. Er machte auch die Beobachtuug, daß in phosphorfreier Nährflüssigkeit die Bildung des Volutins ausblieb. Diese und die vorher berichtete Tatsache, daß Phosphate die Bildung des Volutins begünstigen, stimmen mit meiner Annahme, daß das Volutin eine Nukleinsäureverbindung sei, gut. Ferner beobachtete Reichenow (S. 27) eine Abnahme des Volutins bei der Zellteilung von Haematococcus.

Hier schließen sich die Beobachtungen von Lauterborn an (1896, S. 158), welcher fand, daß die Volutinkugeln von Pinnularia oblonga und Navicula cuspidata bei Beginn der Kernteilung nach und nach sich lösten und nach Beendigung der Zellteilung wieder am alten Platze lagen. Heinzerling (1908, S. 19) machte dieselbe Beobachtung an anderen Diatomeen. Bei den Diatomeen scheint das Volutin für den Teilungsvorgang reserviert zu werden. Heinzerling (1908, S. 19) sah das Volutin von Pinnularia nobilis in Zellen erhalten, welche 35 Tage im Exsikkator über Aetzkali gelegen hatten und fand es noch in Zellen von Navicula cuspidata, welche 30 Stunden verdunkelt worden waren.

Auch für das Volutin der Zyanophyzeen sind einige Beobachtungen gemacht worden, welche für die Reservestoffnatur desselben sprechen. So fand Kohl (1903) bei Tolypothrix lanata die Endzellen der Zellfäden meist frei von Volutinanten und von „Zyanophyzinkörnern“, die ja als Eiweißante ebenfalls Reservestoffante sind. Auch die zwei bis acht nächsten Zellen waren meist noch frei von diesen Gebilden (S. 29), während die darauffolgenden immer reicher an Volutin erschienen. „Es machte hiernach den Eindruck, als ob bei ganz besonders lebhaftem Wachstum und reger Zellteilung ein Verbrauch der Zentralkörner (der Volutinante) stattfände oder als ob es nicht zu einer Produktion derselben käme.“ Ferner fanden Zacharias und Kohl (1903, S. 32), daß die Volutinante im Juni und Juli, wo das Wachstum der Pflanze sehr intensiv ist, sich nicht anhäufen, wohl aber im Winter. Daß das Volutin unter ungünstigen Wachstumsbedingungen gelöst wird, fand ich (1904, S. 134), als ich eine kräftig entwickelte, sporenfreie, volutinreiche Kolonie von Nostoc rupestre einige Tage in einem Glas kultivierte. Ähnlich zeigten Kohl (1903, S. 80) 2 Monate in Dunkelkultur gehaltene Zellen von Tolypotrix und Oscillaria folgendes: „Es lassen die Zellen 1. die Zyanophyzinkörner (Eiweißante) allmählich ganz verschwinden und 2. ebenso das Glykogen; sie enthalten 3. meist die Zentralkörner (Volutinante) in geringerer Menge als die Fäden der Lichtkulturen unter sonst gleichen Bedingungen; im Zytoplasma treten 4. zahlreiche Zellsaftvakuolen auf.“

D. Die nicht kristallinischen ergastischen Eiweißante des Zellkerns.

a) Die Nukleolen der Pflanzen.

α) Allgemeines über die Nukleolen der Pflanze.

Literatur: Heuser (1884), Strasburger (1884), Zacharias (1885), Went (1887), Strasburger (1888), Rosen (1892), Schottländer (1893), Farmer (1893), Zimmermann (1893a), Humphrey (1894), Belajeff (1894a), Rosen (1895), Fairchild (1897), Swingle (1897), Debski (1897), Mottier (1897), Wisselingh (1899), Andrews (1903), Nemec (1904), Wager (1904), Strasburger (1906), Nemec (1910), Zacharias (1882, 1885, 1887, 1896, 1895, 1910), v. Derschau (1911), Tröndle (1912), Lundegardh (1913), Arth. Meyer (1917), Kiehn (1917).

Eine scharfe Definition des Begriffes Nukleolus ist bisher nicht gegeben worden. Man hat im allgemeinen die körnigen Gebilde im Kern, von denen man annahm, daß sie nichts mit dem „Chromatin“ zu tun hätten, als echte Nukleolen betrachtet. Man hat sie wohl durch Färbungsmethoden charakterisieren wollen. Z. B. legt Zimmermann (1896, S. 39) Wert darauf, daß es Gebilde seien, die sich fast ausnahmslos durch rotblaue Farbstoffgemische rot färbten. Aber wir wissen, daß man durch solche Färbemethoden kein Gebilde der Zelle definieren kann.

Wir wollen unter Nukleolen neu in einer Vakuole des Kerns entstehende ergastische Ante verstehen, welche aus einer aus Eiweißstoffen bestehenden Gallerte gebildet sind. Es ist zu vermuten, daß alle die Nukleolen bildenden Eiweißstoffe sich nahe stehen, wohl alle Nukleoproteide sind, und wohl sicher, daß alle Nukleolen biologisch gleichwertige Gebilde sind.

Eine Verwechslung der Nukleolen mit anderen im Kern vorkommenden Gebilden, z. B. mit rundlichen, nicht doppelt brechenden Eiweißkristallen oder mit Chromosomenbestandteilen ist möglich, aber bei genauer Untersuchung vermeidbar. Siehe hierzu Lundegardh's (1913, S. 276 und 282) Aufzählung und Besprechung der als Caryosomen bezeichneten Gebilde, welche ich in meinem Referat über die Arbeit wiedergegeben habe.

Gebilde von denen man annehmen darf, daß sie zu unseren Nukleolen gehören, scheinen bei allen Pflanzenspezies vorzukommen.

Mir ist nur eine einzige Angabe bekannt, welche den Anschein erwecken könnte, als hätten die Kerne einer Pflanzenspezies keine Nukleolen, nämlich die von Vuillemin (1886) über Entomophtora glaeospora. Allgemein anerkannt ist der Satz, daß bei allen Spezies Nukleolen in den Kernen vorkommen, wohl für die Angiospermae, Gymnospermae, Pteridophytae und Bryophytae.

Auch für die Rhodophyceae (siehe z. B. Kylin [1916], Svedelius [1914, S. 51]) wird wohl kein ernstlicher Einspruch gegen den Satz vom allgemeinen Vorkommen der Nukleolen erhoben werden, und für die Eumycetes ist die Geltung des Satzes nicht zu bezweifeln. Angaben über das Vorkommen der Nukleolen findet man:

Ascomyceten z. B. Claussen (1912), Harper (1895, 1897), Ikeno (1903, S. 25). Basidiomyceten z. B. Wager (1893), Kniep (1915). Uredineen z. B. Poirault et Raciborski (1895), Kurssanow (1910). Ustilagineen z. B. Dangeard (1894—95). Oomyceten z. B. Fairchild (1897), Wager (1891), Hauptfleisch (1895), Mücke (1908). Zygomyceten z. B. Dangeard et Léger (1896).

Nur auf dem Gebiet der Algen sind Bedenken über die Kernkörperchennatur der dem Aussehen nach den Nukleolen der bisher besprochenen Gruppen entsprechenden Gebilde der Kerne laut geworden. Oltmanns (1905, S. 90) faßt 1905 die Bedenken folgendermaßen zusammen: „Die ruhenden Kerne haben im allgemeinen das bekannte Chromatin- und Liningerüst, doch betont besonders Golenkin von

neuem, daß sich nicht alle Algen übereinstimmend bezüglich der Nukleolen verhalten. Bei Codium, Valonia u. a. liegt tatsächlich ein Chromatingerüst (wie bei höheren Pflanzen) vor, welchem einige echte Nukleolen eingelagert sind. Was man aber bei zahlreichen Grünalgen (Konjugaten, Protococcales, Volvocales, Siphoneen u. a.) sowie bei Dictyotaceen, Fucaceen usw. Nukleolus nennt, ist nicht mit dem gleichnamigen Organ bei höheren Pflanzen zu verwechseln, es ist vielmehr die überwiegende Menge des Chromatins, welche zu einem annähernd kugeligen Körper geballt ist. So resultieren jene Kerne, an welchen eine ziemlich derbe Membran und ein leicht färbbares, dichtes Zentrum (durch wenige tingierbare Fäden verbunden) unschwer nachweisbar sind. Sie treten bald in erheblicher (Spirogyra), bald in äußerst geringer Größe (Vaucheria) in Erscheinung.

Ist das Gesagte richtig, so müssen aus dem erwähnten Pseudonukleolus bei der Teilung Chromosomen hervorgehen. Das wird auch von Golenkin für Sphäroplea u. a. angegeben: Moll und Mitzkewitsch betonen dasselbe für Spirogyra, van Wisselingh freilich läßt nur einige Chromosomen aus dem sogenannten Nukleolus, andere aus dem umgebenden Gerüst entspringen. Trifft auch nur die letzte Angabe zu, und das ist mir nicht unwahrscheinlich, so ist damit wieder gezeigt, daß eben jener Nukleolus ein Pseudonukleolus ist, der Chromatin beherbergt, wenn er auch nicht ausschließlich aus solchem besteht.

Den letzten Schluß wird man auch für Dictyota ziehen dürfen, bei welcher nach Mottier der Nukleolus für die Chromosomenentwicklung mitgebraucht wird".

Ich kann keine tatsächliche Angabe in der Literatur finden, welche bei kritischer Würdigung es bewiese, daß wir bei den erwähnten Organismen die betreffenden Gebilde nicht als Nukleolen in unserem Sinne auffassen dürften. So liegt es, um nur ein oft untersuchtes Beispiel herauszugreifen, auch bei den Konjugaten, besonders auch bei Spirogyra. Für Zygnema berücksichtigte ich die Angaben von Ikeno (1894), Merriman (1906), Ergoyez (1907). Kurssanow (1912, S. 80), für Cylindrocystis Kaufmann (1914), für Desmidiaceen Lutmann (1911, S. 416), Klebhahn (1891, S. 427). Für Spirogyra berücksichtigte ich die bei Zimmermann (1896, S. 151) angeführte Literatur, ferner Mitzkewitsch (1898), Berghs (1906), Karsten (1909), Tröndle (1912), Merriman (1913).

Danach besitzen die Spirogyraarten einen großen, sich leicht und kräftig mit Kernfärbungsmethoden färbenden Nukleolus, der sich zu den von Zacharias verwendeten mikrochemischen Reagentien wie die Nukleolen höherer Pflanzen verhielt, sich aber im Gegensatz zu diesen leicht in konzentrierten Säuren löste und vermutlich, wie andere Nukleolen auch, aus Nukleoproteiden besteht. Da er sich mit Eisenhämatoxylin (Berghs, Merriman) und anderen Kernfärbemitteln so leicht wie die Chromosomen färbt, relativ groß ist gegenüber den Chromosomen und innerhalb des Kernes etwa bis zur Bildung der Kernplatte liegen bleibt, an Substanz langsam abnehmend, kann er zu unrichtigen Deutungen der gefärbten Kernteilungsfiguren führen. Er ist meines Erachtens durchaus den Nukleolen der höheren Pflanzen morphologisch und biologisch gleichwertig. Nach Kaufmann's (1914, S. 727) Angaben verhält sich der Nukleolus von Cylindrocystis ganz ähnlich wie der von Spirogyra.

Auch der Nukleolus von Euglena, der wie Keuten (1895) beschreibt, durch Ausgezogenwerden geteilt wird, ist nach unserer Definition zu den Nukleolen zu rechnen, also auch den Nukleolen der höheren Pflanzen durchaus biologisch und morphologisch gleichwertig. Die Teilungserscheinung ist ja gar nicht von ihm, sondern von dem Plasma der Zelle bedingt.

Zuletzt will ich noch einige Angaben aus der Literatur zusammenstellen, aus denen mit mehr oder weniger Deutlichkeit hervorgeht, daß auch die bisher nicht erwähnten Gruppen der Algen normale Nukleolen führen.

Chlorophyceae.

1. Kl. Protococcales.
   Volvocaceae. Goroshankin (1890), Overton (1889), Coelastraceae Franzé (1893).
2. Kl. Confervales.
   Oedogoniaceae. Klebhahn (1892), v. Neuenstein (1915, S. 47), Motrichaceae. v. Neuenstein (1915).

3. Kl. Siphonocladiales.
Valoniaceae. Fairchild (1894).
Cladophoraceae. v. Neuenstein (1915, S. 53).
Sphaeropleaceae. v. Neuenstein (1915, S. 54).
4. Kl. Siphonales.
Vaucheriaceae. Oltmanns (1895).
Codiaceae. Berthold (1881, S. 74).
Derbesiaceae. Berthold (1881).

Charophyta.
Zacharias (1885, S. 290).

Phaeophyceae.
v. Neuenstein (1915, S. 62).
1. Reihe. Phaeosporeae.
Cutleriaceae. Yamanouchi (1912).
Choristocarpaceae. Kuckuck (1895).
2. Reihe. Cyclosporeae.
Fucaceae. Nienburg (1910).
3. Reihe. Dictyotales.
Dictyotaceae. Mottier (1900, S. 168), Williams (1904, S. 156).

Rhodophyceae.
Siehe v. Neuenstein (1915, S. 70).

Die Nukleolen sind ergastische Gebilde, welche im Kern entstehen. Sie liegen in der zähflüssigen, optisch inhomogenen Kernsubstanz als, wie wir sehen werden, zähflüssig-plastische und dementsprechend geformte Eiweißmassen. Die Kernsubstanz berührt die Nukleolen deshalb direkt, wie man durch Betrachtung der lebenden Objekte stets erkennen kann. Nach der Fixierung und Härtung der Zellen zeigt sich die Substanz des Kernes oft mehr oder weniger von den Nukleolen abgehoben. Das ist durch die Kontraktion erklärlich, welche die Nukleolen durch manche Fixierungsmittel erleiden. In reiner Osmiumsäure kontrahierten sich die Nukleolen (Allium) der lebenden Zelle nur sehr wenig, dagegen in mittlerer Flemming-Lösung um 8% (Galtonia), in Sublimat-Eisessig 10% (Galtonia), in absolutem Alkohol um 15% (Galtonia) bis 30% (Allium) des Durchmessers. Debski (1897) zeigte auch, daß bei Chara der „Hof" der Nukleolen im Leben fehlte und bei der Fixierung wesentlich durch Schrumpfung des Nukleolus entstand. Lebende Kerne zeigten die Höfe nicht, aber schon sehr verdünnte Flemming'sche Lösung rief sie hervor. Die Ansicht von Zimmermann (1896, S. 40), daß die Höfe schon am lebenden Objekt beständen, ist also unrichtig. Auch die Höfe um die sich lösenden Nukleolen, die Swingle (1897) beschreibt, sind Kunstprodukte. Wie es sich mit dem „Hof" bei alten Kernen verhält, welchen Lundegardh erwähnt, wage ich nicht zu entscheiden. Dieser sagt 1912, S. 239: „Ein heller Hof um den Nukleolus kommt nicht in den Kernen bei dem Vegetationspunkt vor. In den (alten) Kernen des Pleroms und anderer Gewebearten habe ich aber bisweilen einen solchen Hof („Hyaloid") beobachtet." Vielleicht bildet er sich bei Erkrankung der Zelle durch Ausscheidung von Flüssigkeit an dem ergastischen Nukleolus.

Wenn sich die Kernsubstanz bei der Fixierung nicht von den Nukleolen der ruhenden Kerne abhebt, so findet man die letzteren in dem gefärbten Netzwerk der Kerne wie einen Fremdkörper liegend, teilweise ungefärbte Partien angrenzend oder eingelagert,

teilweise den gefärbten Teilen angelagert; häufig die Nukleolen der Mitte des Kernes genähert. Rosen (1894, S. 238) fand dem gegenüber die Nukleolen von Psilotum fast stets an der Peripherie des Kernes. Sind bei sich teilenden Kernen die Chromosomen abgegrenzt, so liegen die Nukleolen niemals in diesen, sondern stets in ungefärbten Partien. Wenn bei der Fixierung des Kernes die Kernsubstanz sich nicht von dem sich zusammenziehenden Nukleolus ablöst, sondern ihm anklebt, so dehnen sich die zäheren Bestandteile der Kerne zu Fädchen aus, welche einen mehr oder weniger radialen Verlauf nehmen, wie es in Fig. 67 a und b zu sehen ist, und z. B. auch von Farmer (1895, S. 491), Wagner (1904, S. 41), sowie Sargant, Duggar, Rosenberg gesehen worden ist. Lundegardh (1913, S. 12) deutet die Bilder so wie ich. Die Oberfläche des fixierten Nukleolus erscheint übrigens in dem in Rede stehenden Fall manchmal durch die anhaftenden Fäden zu Spitzchen ausgezogen (unsere Fig. b und Lundegardh's (1913) Fig. 34, Taf. 18). Lundegardh hat auch Untersuchungen an lebenden Kernen angestellt und sagt über die Beziehung der Nukleolen zu dem Netzwerk in der Prophase der Kernbildung. (1912, S. 249):

a *b*

Fig. 67. Kerne aus dem jungen Zentralzylinder der Wurzel von Galtonia candicans, aus der Region, die unmittelbar auf die Teilungszone folgt. Die Schnitte waren mit Sublimateisessig fixiert und mit Säurefuchsinanilin gefärbt. Gezeichnet von Kiehn.

„Der Nukleolus, der — wie erwähnt — im Laufe der Spirembildung wellige und amöbenartige Umrisse annimmt, steht wahrscheinlich nicht in morphologischer Beziehung zum Karyotin. Zwar hängt er vielfach nachweislich mit den jungen Spiremfäden durch feine Fäden zusammen (Taf. II, Fig. 6, 7), ich kann aber nicht behaupten, daß dies einen genetischen Zusammenhang bedeuten würde, denn der Nukleolus ist immer durch Brechungsverhältnisse von dem Karyotin unterschieden. Die breiten pseudopodienartigen Fortsätze stehen auch niemals mit den Karyotinfäden in Verbindung, und man bekommt deutlich den Eindruck, daß die erwähnten dünnen Fadenverbindungen eine ganz sekundäre, durch die engen Raumverhältnisse verursachte Erscheinung sind."

Eine Reihe von Erscheinungen spricht dafür, daß die Nukleolen mehr oder weniger zähflüssige Gebilde sind. Ihre mit Flüssigkeit gefüllten Höhlchen besitzen oft Kugelgestalt (Zimmermann 1896, S. 40; Heidenhain 1907, S. 182). Die Nukleolen nehmen Kugelform im Kern an, wenn Raum genug vorhanden ist, sie nehmen gestreckte Form an, wenn sie in gestreckten, schmalen Zellen liegen, die sie an der Abrundung hindern. Auch die Form, welche sie bei der Kernteilung von Euglena annehmen, ist nur verständlich aus ihrer flüssigen Natur. Besonders beweist ihre Flüssigkeit, daß sie durch die Sterigmen der Basidien der Basidiomyzeten wie die Kerne selbst unter der entsprechenden Änderung der Gestalt hindurchwandern. In Fig. 68 ist diese Erscheinung nach der Zeichnung von Ruhland (1901) dargestellt.

Berthold (1886, S. 48) hat auch eine hierher gehörende Beobachtung gemacht, er sagt: „Das beweist wenigstens eine Beobachtung, die ich gelegentlich beim Austreten eines unbekannten amöboiden Schwärmers aus einer Zyste machen konnte. Während

der Plasmakörper samt dem Kern sich durch die feine Austrittsöffnung der Zyste zwängten, zog sich auch der Nukleolus an seinem vorderen Ende zu einem langen, dünnen Faden aus. Als dieser die Austrittsöffnung passiert hatte, schwoll er vorn mehr und mehr kolbenförmig an, sodaß der Nukleolus bald eine zweite lange Hantelform zeigte, bis die zurückgebliebene Masse allmählich ganz hinüberfloss."

Die zähe Flüssigkeit des Nukleolus ist spezifisch schwerer als die Kernmasse. Schon Mottier (1899) und Andrews (1903, S. 36) konnten durch Zentrifugieren den Nukleolus aus dem Kern herausschleudern; E. W. Schmidt (1914, S. 36) bestätigte diese Erscheinung.

Die Masse des Nukleolus ist nicht klar wie ein Wassertropfen, sondern erscheint, wie ich besonders für Allium feststellte, trübe.

Fig. 68. Basidiensporen-Bildung von Hypholoma. Der Kern ist nahezu übergetreten und zeigt den biskuit-oder hantelförmig eingeschnürten Nukleolus. Nach Ruhland (1901, Taf. VII, Fig. 20).

Außerdem besitzen die Nukleolen allermeist mehr oder weniger zahlreiche „Höhlchen" in ihrer Substanz. Rosen (1892) fand solche in den Nukleolen der Phanerogamen, Moose, Pilze und Amöben. Die Betrachtung der Abbildungen von Nukleolen, die in der Literatur vorliegen, machen es sehr wahrscheinlich, daß die Nukleolen aller Pflanzengruppen Höhlungen besitzen können. Die Zahl der Höhlchen kann sehr gering sein, aber die Größe und Zahl derselben kann auch so wachsen, daß die Nukleolen schaumig werden. So z. B. sah Schottländer in der Eizelle von Chara Höhlchen, die so groß sind und so dicht aneinander liegen, daß sie sich durch gegenseitigen Druck abplatten, so daß man ein regelmäßiges Netzwerk zu sehen glaubt (Fig. 49); siehe dazu auch Debski (1897). Die Höhlchen sind an lebendem Material leicht zu beobachten und treten auch an fixiertem und gefärbtem Material oft sehr deutlich hervor. Wir haben gesehen, daß sie in lebenden Kernen von Allium nicht immer scharf begrenzt und oft nicht völlig kugelförmig sind; ähnlich erschienen sie mir auch noch in anderen Fällen. Die „Höhlchen" sind am lebenden Material selbstverständlich schwächer lichtbrechend als die übrige Substanz des Nukleolus und stets farblos. Was in den Höhlchen enthalten ist, weiß man nicht. Beim Fixieren, Härten und Färben der Nukleolen werden die Höhlchen manchmal gefärbt. Rosen (1892) sagt: „An Methylenblau-Säurefuchsin-Präparaten beobachtet man eine ganz langsam erfolgende Konzentration des Methylenblau in den Vakuolen des Nukleolus derart, daß diese sich endlich schwarzblau auf lichtem Grunde abheben. Diese Beobachtung legt den Gedanken nahe, daß die Vakuolen Gerbstoff führen."

Gerbstoff ist nicht in den Höhlchen enthalten. Sie färben sich mit Eisenchlorid nicht. Manchmal erscheinen nach dem Fixieren, Härten mit Alkohol und Einbringen in Kanadabalsam die Höhlchen wie Luftblasen.

Ob in den Nukleolen auch Einschlüsse vorkommen, welche dichter als die Hauptmasse der Nukleolen sind, ist nicht genau untersucht. Nach Zacharias (1885, S. 257) findet man bei Cucurbita in den Nukleolen Körner, welche durch Ferrozyankalium-Eisenchlorid sich blau färben.

Alle erwähnten Tatsachen scheinen mir dafür zu sprechen, daß die Nukleolen aus einer amikroskopisch strukturierten Tröpfchengallerte bestehen. Die Höhlchen würden dann, da die Nukleolen, wie wir sehen werden, aus Eiweißkörpern bestehen, wohl mit einer Eiweißlösung gefüllt sein. Das würde auch mit der Speicherung des Methylenblau in den Höhlchen stimmen können, und auch die Erscheinung, daß die Höhlungen, wenn die Eiweißgallerte in Alkohol gehärtet wurde, wie Hohlräume erscheinen können, würde verständlich werden.

Wenn man die Nukleolen mit absolutem Alkohol behandelt, so können sie, vorzüglich, wenn die Eiweißgallerte relativ dicht ist, ganz hart werden. Heidenhain (1907, S. 180) weist auf diese Tatsache hin. Große Nukleolen lassen sich in lebenden Zellen meist leicht erkennen, da sie sich durch Lichtbrechung und ihre gerundete Form meist deutlich hervorheben. Kleine Nukleolen werden besonders in chromatinreichen Kernen leicht durch die Chromatinmassen verdeckt. In den fixierten und gefärbten Präparaten ist die sichere Auffindung kleiner Nukleolen meist noch schwieriger, da es keine spezifische Färbungsmethode für „Nukleolen“ gibt, und selbst, wenn man eine differenzierende Färbemethode für die großen Nukleolen ausprobiert hat, die kleinen Nukleolen nicht gefaßt werden, weil sie ja wegen ihrer Kleinheit sich schneller mit Beizen und Farbstoffen sättigen wie große und bei der Differenzierung den Farbstoff schneller abgeben. Auch verhalten sich gegen Färbemethoden Nukleolen und Chromatinmasse oft ganz gleich.

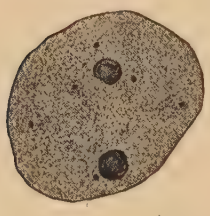


Fig. 69. Durch Einlegen in Wasser homogen gewordener Kern aus der Epidermis der Zwiebelschuppe von Allium cepa mit Jodjodkalium fixiert. Größe des Nukleolus 4,1 μ.

Bei den Angiospermen lassen sich die Nukleolen meist durch Einlegen der Zellen in destilliertes Wasser gut sichtbar machen. Das Wasser veranlaßt ein Homogenwerden des Organs, des Kernes, während die ergastischen Gebilde, die Nukleolen, nicht verändert werden und stark hervortreten. Flemming (1882, S. 140 und 145) empfiehlt auch Osmiumsäure. Er sagt: „Anwendung von Osmiumsäure, frische Untersuchung in 0,6 % Kochsalzlösung und Zusatz von destilliertem Wasser sind nach meiner Erfahrung die besten und bequemsten Mittel, um über die Anwesenheit wahrer Nukleolen zu entscheiden.“ Man kann die homogen gewordenen Kerne dann durch Jodjodkalium fixieren, wodurch sie nur, wie es in Fig. 69 dargestellt ist, etwas feinkörnig werden.

Allermeist sind in dem Zellkern nur 1 bis 3 Nukleolen vorhanden, so z. B. in den Parenchymzellen der Angiospermen. Doch

kann die Zahl der Nukleolen auch eine größere werden. So fand Schottländer (1893) mehrere Nukleolen bei Marchantia, ich (1918 a) bei Tropaeolum. Viele Nukleolen scheinen allgemein im Wandbelag der Embryosäcke der Angiospermen vorzukommen; so fand Heuser (1884) bei Fritillaria 5 bis 9 Nukleolen, Zimmermann (1896, S. 39) bei Lilium Martagon 20 bis 30 Nukleolen. Viele Nukleolen enthalten auch die Internodialzellen von Chara (siehe unsere Figur 70).

Daß in den Kernen vegetativer Zellen kein Nukleolus vorkommt, ist selten. Wie wir sehen werden, werden in absterbenden Zellen vielfach die Nukleolen der Kerne gelöst ehe die Kerne absterben, und ähnlich mag es sich mit den Kernen der Milchröhren von Carica verhalten. Emil Schmidt (1882) fand in diesen Kernen höchst selten einen Nukleolus (S. 459 und 451), während er in den Kernen anderer Milchröhren Nukleolen nachwies (S. 441). In verdunkelten Blättern können die Nukleolen aus ganz gesunden Kernen herausgelöst werden, in denen sie bei darauffolgender Beleuchtung der Blätter sicher wieder gebildet werden würden (siehe Kiehn 1917).

Hier sind wohl überall anfangs vorhandene Nukleolen aus den Kernen herausgelöst worden. Dem gegenüber ist der Fall zu verzeichnen, wo Nukleolen in vegetativen Zellen nicht gebildet wurden. Nemec (1899) reizte Kerne durch Plasmolyse schnell zur Rekonstruktion und sah, daß dann manchmal keine Nukleolen gebildet wurden.

Sehr interessant und wichtig ist gegenüber dem allgemeinen Vorkommen der Nukleolen in den Kernen der vegetativen Zellen das Fehlen der Nukleolen in den lebenskräftigen Kernen der männlichen Geschlechtszellen. Es ist zu erwarten, daß dieses Fehlen überall zu konstatieren sein wird, wo eine ausgeprägte Differenzierung in Eier und Spermatien oder Spermatozoiden vorliegt, denn dort werden die Eier stets reich an ergastischen Gebilden, während die männlichen Geschlechtszellen die ergastischen Gebilde nicht entwickeln. Zacharias (1885, S. 289) fand, daß bei Chara, Marchantia und Farnen die Nukleolen in den Kernen der Mutterzellen der Spermatozoiden vor Ausbildung der Geschlechtszellen verschwanden. Dasselbe gibt Schottländer (1893, S. 297) für Gymnogramme, Aneura, Marchantia, Chara an. Kylin (1916) findet noch in den Kernen der 64 Mutterzellen der Spermatozoiden, welche in den Antheridien der Fucaceen entstehen, Nukleolen (S. 196). Von den fertigen Spermatozoiden sagt er: „Er (der Kern) ist sehr inhaltsarm; man beobachtet nur einige wenige Körnchen, die sich mit Eisenhämatoxylin schwarz färben". Also fehlten wohl auch hier die Nukleolen. In der generativen Zelle des Pollens ist der ursprünglich vorhandene Nukleolus meist nicht mehr nachzuweisen, wenn die Befruchtung herannaht; in den vegetativen Zellkernen bleibt der Nukleolus erhalten (Elfving (1879), Strasburger (1884a).

Die Nukleolen sind verhältnismäßig große Einschlüsse des Protoplasten. In den ruhenden rundlichen Kernen isodiametrischer Parenchymzellen haben die größten rundlichen ungefähr einen Durchmesser von 5 μ, danach ein Volumen von etwa 65 Kubikmikromillimeter. Entsprechend ihrer Reservestoffnatur sind sie

dabei in den verschiedenen Zellen ungleich groß und können unter verschiedenen Umständen an Größe zu- oder abnehmen.

Rosen fand z. B. (1894, S. 261) in den Dermatogenzellen des Wurzelscheitels von Zea mais (fixiertes und gefärbtes Material) am Scheitel: Kern 6 μ, Nukleolus 2 μ. Zelle vom Scheitel: Kern 10,5 μ, Nukleolus 4,2 μ. Untere Grenze des Meristemkegels: Kern 8 μ lang, 6,6 μ breit, Nukleolus 2,3 μ.

Die Kerne der jungen Gefäße der Wurzel besaßen dabei Nukleolen von 20 μ Länge und 15 μ Breite.

Kiehn fand bei Galtonia in den Zellen des Epiblems der Wurzel (fixiertes und gefärbtes Material):

Am Scheitel: Kern 11 μ lang, 8 μ breit.
Nukleolus 4,5 μ lang, 4 μ breit.
Grenze der Meristemzone: Kern 13 μ lang, 8 μ breit.
Nukleolus 5 μ lang, 4,5 μ breit.
Fertiges Epiblem: Kern 14 μ lang, 11 μ breit.
Nukleolus 4,5 μ lang, 4 μ breit.

In jungen Gefäßzellen, die noch keine Verdickungsleisten gebildet hatten, waren die Kerne 25—45 μ lang und 4—7 μ breit, die Nukleolen 4 μ lang und 3 μ breit.

In dem Kern der befruchteten Nährsackzelle von Galtonia hatten die Nukleolen eine Länge von 50, eine Breite von 9 μ, also ungefähr ein Volumen von 450 μ^3.

Wir (Arth. Meyer, 1917b, S. 665) fanden, daß in den Kernen der Palisadenzellen von Tropaeolum, welche durchschnittlich ein Volumen von 52,3 μ^3 besaßen, das Gesamtvolumen der Nukleolen eines Kernes im Durchschnitt 2,0 μ^3 betrug. Der kleinste Wert für das Gesamtvolumen war 0,64 μ^3, der größte 4,3 μ^3.

Die Gestalt der Nukleolen ist in ruhenden Kernen gewöhnlich die zähflüssiger Tropfen. Auch Lundegardh sagt (1913, S. 12), daß die Nukleolen „sich wie beliebige Tropfen verhalten.“ Häufig sind sie demnach in rundlichen ruhenden Kernen kugelförmig. Auch in gestreckten ausgewachsenen Zellen, z. B. in den sehr schlanken Parenchymzellen der Leitbündel, sind sie, wenn sie nicht zu groß sind, rundlich. Liegen größere Nukleolen in sich noch schnell verlängernden jugendlichen Zellen, so sind sie längsgestreckt, zylindrisch. Rosen (1894, S. 248) sagt von den Nukleolen der Hyazinthenwurzel: „Selbst geteilt und dementsprechend verkleinert finden die Nukleolen in den schmalsten Kernen kaum den erforderlichen Raum, und sind entsprechend auch nicht kugelig, sondern längseiförmig.“ Von diesen einfachen Tropfenformen abweichende Gestalten können die ergastischen Nukleolen selbstverständlich nur unter dem Einfluß der sich deformierenden und bewegenden Kernmasse annehmen, vielleicht auch unter dem Einfluß lösender Agentien, die im Zellkern wirken; denn sie können ja keine aktiven Bewegungen ausführen.

Schon die Nukleolen des Prothalliums von Gymnogramme, welche Schottländer (1893, S. 282) beschreibt, gehören hierher: „Sie sind bandförmig und bilden durch Verschmelzung oft S-förmige oder noch kompliziertere Figuren.“ Die Abbildung (Fig. 31) zeigt

etwa fünfmal länger als breite, gekrümmte, an der Spitze abgerundete Bändchen.

Besonders auffällig können die Nukleolen in den Kernen von Chara gestaltet werden. Zacharias (1885, S. 290) beobachtete in lebenden Zellen von Chara, welche sich nicht mehr teilten, die Gestaltveränderung der Nukleolen: „Ein Nukleolus von ellipsoidischer Gestalt, dessen Entstehung aus der Verschmelzung von zwei kleinen Nukleolen beobachtet worden war, zeigte nach 14 Stunden langsame Gestaltveränderung, welche in der Bildung unregelmäßiger Fortsätze bestand. Der Nukleolus nahm ähnliche Gestalt an wie in Johow's Fig. 38 (in unserer Fig. 70 ganz oben die dritte Abbildung von links nach rechts), um sich dann fort und fort langsam weiter zu verändern. Nach zwei weiteren Tagen waren an Stelle des Nukleolus nur noch zusammenhanglose Körper von unregelmäßiger Gestalt vorhanden. Das Plasma der Rhizoidenzellen befand sich noch in Rotation, als die Beobachtung unterbrochen wurde". Johow (1881, S. 741) sagt auf Grund seiner fixierten und gefärbten Präparate: „Auch bei bloßer Längsstreckung des Kernes, die nicht von Segmentierung begleitet oder von ihr unmittelbar gefolgt ist, ordnen sich die Fasern parallel der Längsachse des Kernes (Fig. 34—38; in unserer Figur die fünf am weitesten links stehenden Kernbilder)". Die Nukleolen werden also anscheinend bei der Streckung der Kerne längsgedehnt.

Fig. 70. Zellkerne von Chara foetida mit Nukleolen. 250fach vergrößert. Johow (1881, Taf. VII).

Auffällig sind häufig die Gestaltveränderungen, welche die Nukleolen in den sich indirekt teilenden Kernen erleiden, in denen ja lebhafte Umlagerungen und Bewegungen eintreten, und die Nukleolen, ehe sie ganz der Lösung anheimfallen, vielleicht noch leichtflüssiger werden. Zacharias (1885, S. 279) sah bei Chara die Nukleolen in dem lebenden Kern ihre Gestalt verändern. Er sagt: „Naht die Kernteilung heran, so verliert der Nukleolus an Deutlichkeit, er erfährt langsam Gestaltveränderungen, die schließlich einen amöboiden Charakter annehmen." Lundegardh hat solche Nukleolen in den lebenden Kernen der Wurzelspitze von Allium studiert und sagt darüber (1912, S. 248): „Der Nukleolus macht in der Prophase charakteristische Verwandlungen durch. Anfangs oval oder biskuitförmig (im Ruhestadium) und mit glatten Umrissen nimmt er allmählich amöboide Formen an (Taf. II, Fig. 2

bis 7, Textfig. 1e)". Bei den Kernen von Vicia ist die amöboide Form nach Lundegardh für die Prophase der Kernteilung besonders charakteristisch.

Lundegardh meint, die amöboide Nukleolusform könne nicht fixiert werden (1913, S. 30).

Mir scheint es, daß die Fixierung mit Sublimateisessig gut gelingt, nur kontrahieren sich die „amöboiden" Nukleolen ebenso wie die der ruhenden Kerne bei Fixierung und Härtung mit Alkohol stark. In Fig. 72h ist ein fixierter „amöboider" Nukleolus abgebildet.

Zimmermann (1893, S. 22) sagt von den mit Merkel'scher Flüssigkeit fixierten Nukleolen folgendes: „Im Beginn des Knäuelstadiums beobachtete ich dann, daß der zuvor ziemlich regelmäßig kugelförmige oder elliptische Umriß des Nukleolus in eine mehr gelappte Form überging. Es war diese Erscheinung viel zu konstant, um als zufällig betrachtet werden zu können".

Selbstverständlich sind die Nukleolen nicht aktiv amöboid beweglich. Eine genaue Beschreibung der Formänderung des Nukleolus in der lebenden Zelle liegt nicht vor. Wir wissen nur das, was Zacharias sagte.

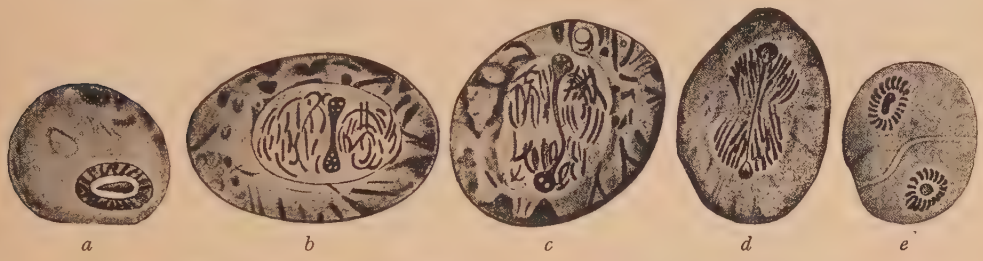
In einigen Fällen wird, wie wir genauer sehen werden, der Nukleolus bei der Kernteilung in der Richtung der Spindelachse hantelförmig ausgezogen und dann durchgerissen, so bei Euglena und selten bei Angiospermen. Wager (1904, Fig. 21) und Rosen (1895, S. 263) geben es an; Rosen zeichnet den Fall der Hantelform in Fig. 5, Taf. III, für Phaseolus.

Daß es sich hierbei nicht um eine aktive Teilung, sondern ein Geteiltwerden des Nukleolus handelt, ist wiederum selbstverständlich. Ehe man aber die ergastische Natur des Nukleolus sicher erkannt hatte, mußte man der Frage, ob die Nukleolen durch Teilung oder durch Neubildung oder durch beide Prozesse entständen, Bedeutung beilegen. Versuche, die Fragen nach fixierten und gefärbten Präparaten zu entscheiden, wurden vielfach gemacht. Johow (1881, S. 740) war wie Schmitz (Sitzb. d. Niederrhein. Ges. f. Natur- u. Heilkunde, 13. Juli 1880, S. 18) geneigt, aus den Bildern der fixierten und gefärbten Kerne zu schließen, daß die Nukleolen von Chara sich wenigstens teilweise durch Teilung vermehren, erbrachte aber keine Beweise dafür, daß Teilung erfolgt. Auch Zacharias, der lebendes Material von Chara untersucht hat (1885, S. 290), hat nur gesehen, daß an Stelle eines verzweigten Nukleolus nach zwei Tagen einige Nukleolen von unregelmäßiger Gestalt vorhanden waren, welche doch auch nach Lösung des großen Nukleolus alle neu entstanden sein könnten.

Rosen (1894, S. 227) weist schon darauf hin, daß in gefärbten Präparaten von Angiospermen paarweise miteinander zusammenhängende Nukleolen nicht ohne weiteres als Teilungszustände aufgefaßt werden dürfen, wie es z. B. durch Landowsky geschah, da sie auch Verschmelzungszustände sein könnten. Jedenfalls ist für den ruhenden Kern der Angiospermen Teilung nicht nachgewiesen worden.

Unzweifelhaft ist es jedoch, daß in sich teilenden Kernen in manchen Fällen die Nukleolen geteilt werden. Bei Protozoen scheint dieses Geteiltwerden der Nukleolen ein häufiger Vorgang zu sein. Doflein (1909, S. 147) sagt: „Bei den Kernen mit dichtem, tropfenartig gebautem Binnenkörper (unserem Nukleolus) findet dessen Teilung einfach durch Längsstreckung und Durchschnürung statt. Dabei bleibt der Binnenkörper, soweit wir bis jetzt wissen, homogen und läßt keine besondere Struktur erkennen. Das ist der Fall bei vielen Flagellaten, bei Coccidien, bei einigen Ciliaten, z. B. Chilodon."

Keuten (1895) hat das Geteiltwerden des Nukleolus an mit Pikrin-Osmium-Essigsäure fixierten Präparaten studiert. Der Nukleolus, welcher so weich ist, daß seine Gestalt sich ungefähr nach der des Kernes richtet, wird, wie es die Figg. 71 *a*, *b*, *c*, *d* darstellen, in der Richtung, in welcher die Tochterkerne auseinanderweichen, hantelförmig gestreckt und zuletzt wahrscheinlich auseinandergerissen, so daß jeder Tochterkern (Fig. 71 *e*) die Hälfte bekommt.



a *b* *c* *d* *e*

Fig. 71. Kernteilung von Euglena. *a* Euglena mit ruhendem Kern, in dem der Nukleolus liegt. *b*, *c*, *d* Kernteilungsstadien mit gestrecktem Nukleolus. *e* zwei noch zusammenhängende Tochterindividuen von Euglena. Nach Keuten (1895).

Keuten sagt von der Durchreißung des Nukleolus: „Das verbindende Mittelstück ist (in Fig. *d*) eben noch als sehr feine Linie zu erkennen. Gegen das Ende der Kernteilung umgeben die Chromosomen je ein Endstück des Nukleolo-Zentrosoms (unseres Nukleolus) allseitig, dessen Mittelstück in der Mitte reißt und wahrscheinlich in die nunmehr als Tochter-Nukleo-Zentrosomen erscheinenden Endstücke eingezogen wird".

Die Verschmelzung von Nukleolen eines Zellkerns ist an lebenden Objekten von Zacharias (1885, S. 279) gesehen worden. Zacharias beobachtete an Rhizoiden von Chara die Teilung eines Kerns sowie diejenige eines dabei entstandenen Tochterkerns fortlaufend während 24 Stunden. In dem Tochterkern wurden vier kleine Nukleolen gesehen, nach 3,5 Stunden nur noch zwei, nach weiteren 1,5 Stunden nur noch einer. „Das Verschmelzen getrennter Nukleolen kam in mehreren Fällen zur Beobachtung. Bei der Verschmelzung bilden die Nukleolen zunächst einen biskuitförmigen Körper, der sich dann später kugelig abrundet. Die Deutlichkeit des Nukleolus nimmt während des Vorganges der Verschmelzung stark ab, um später wieder zu steigen".

Sehr klar und kaum anzweifelbar hat Claussen (1912) die Verschmelzung der Nukleolen bei Pyronema confluens aus dem Ver-

gleich verschiedener fixierter und gefärbter Objekte erschlossen. Er sieht, daß jeder Kern des Kernpaares, welcher im Hakenbogen zum primären Askuskern verschmilzt, einen Nukleolus besitzt. Der aus der Verschmelzung hervorgegangene Kern besitzt nur einen Nukleolus, und dabei findet sich im Verschmelzungsstadium der Kerne ein biskuitförmiger Nukleolus, welcher nur als Verschmelzungszustand der beiden Kerne gedeutet werden kann (z. B. Fig. 36). Claussen sagt S. 32: „Während man ohne Schwierigkeit feststellt, daß die beiden Nukleolen zuerst getrennt liegen (Fig. 61, 62) und dann zu einem großen Nukleolus zusammenfließen (Fig. 36, 74 Mitte, 64—68), ist es schwer, über das Verhalten des Chromatins ins Klare zu kommen".

Bei den Angiospermen ist das Verschmelzen von Nukleolen an lebenden Objekten nicht beobachtet worden, aber mehrfach ist es aus der Vergleichung der Nukleolen verschiedener fixierter und gefärbter Kerne eines Präparates gefolgert worden. So kommt z. B. Strasburger (1884, S. 22) nach Durchmusterung aufeinanderfolgender Entwicklungsstadien der Kerne des Wandbelages des Embryosackes von Galanthus zur Überzeugung, daß Nukleolen verschmelzen. Er sagt: „Die ruhenden Zellkerne führen hier ein auffallend großes, annähernd zentrales Kernkörperchen. Dieses Kernkörperchen findet man oft in scheinbarer Einschnürung begriffen. Hat man aber eine größere Zahl aufeinanderfolgender Kerne durchmustert, so kommt man zu der Überzeugung, daß es sich hierbei nicht um die Teilung eines Kernkörperchens, vielmehr um Verschmelzungsvorgänge von Kernkörperchen handelt. Die Verschmelzung der öfters in Zweizahl vorhandenen Kernkörperchen zu einem einzigen geht meist dem Eintritt der Prophase voraus".

Rosen (1895, S. 272) schließt aus Vergleichung verschiedener Zellen der fixierten und gefärbten Schnitte der Wurzelspitze von Vicia faba auf Verschmelzung. Er hält ihr Vorkommen durch seine Untersuchung nicht für sicher bewiesen und sagt: „Da ich aber in den Tochterkernen nach der Teilung meist zwei Nukleolen in Neubildung fand, und da der sich wieder zur Teilung anschickende Kern stets nur einen Nukleolus aufweist, so scheint es mir sehr wahrscheinlich, daß, wo paarweise zusammenhängende Nukleolen vorliegen, es sich um Verschmelzung, nicht um Teilung handelt." Auf S. 257 hatte er auch für die Wurzel der Hyazinthe die Verschmelzung der Nukleolen in den Tochterkernen angegeben.

Wager's (1904, S. 41) Angaben über das Verhalten der Nukleolen in der Wurzelspitze von Phaseolus bieten nichts Besseres.

Wir (Kiehn, 1917) fanden in der wachsenden Wurzelspitze von Galtonia bei Untersuchung des sich ausgestaltenden Epiblems folgendes. In den Meristemzellen des Periblems an der Spitze des Vegetationspunktes, wo die Kerne nur das Interphasenstadium erreichten, nicht zu typischen Ruhekernen wurden, war im Interphasenstadium meist ein Nukleolus von 30 μ^3 Volumen vorhanden, selten zwei Nukleolen zusammen von gleichem Volumen. Ebenso verhielten sich die Nukleolen des Prophasenstadiums.

In der Region der Wurzelspitze, wo die Zellteilungen im Meristem eben zu erlöschen beginnen, besitzen die Kerne im Zustand der Interphase ebenfalls meist einen Nukleolus von 50 μ^3 Volumen, selten zwei Nukleolen von zusammen 50 μ^3 Volumen (Fig. 72 *a* bis *d*). Selten findet man in ihnen einen hantelförmigen oder quergestreckten Nukleolus. In der frühen Prophase (Fig. 72 *f*) sind zuweilen noch zwei Nukleolen vorhanden, dagegen nach völliger Ausbildung der Chromosomen nur einer (Fig. 72 *h*, *i*), der dann in späterer Prophase gelöst wird.

In dem früheren Telophasenzustand (Fig. 72 *l*) sind gewöhnlich zwei Nukleolen vorhanden, die meistens zusammen viel kleiner sind als 50 μ^3; in einem etwas späteren Zustand findet man häufig auch einen hantelförmigen Nukleolus.

Danach sieht es aus, als träte vorzüglich in noch in Teilung begriffenen oder jungen, noch heranwachsenden Zellen oft Verschmelzung ein. Am häufigsten scheinen in eben gebildeten Tochterkernen (*l*) die Verschmelzungen zu sein. Zwei Nukleolen werden dann auch nur selten in den Kernen, die im Zustand der Prophase befindlich sind, angetroffen (*a*, *b*, *c* sind seltene Fälle), und auch während der Interphase scheinen Verschmelzungen vorzukommen. Die Prophase der Kernteilung findet deshalb auch sehr selten einen Kern mit zwei Nukleolen (*f*) vor, dessen Nukleolen zuletzt auch noch verschmelzen, so daß vor der beginnenden Lösung in der späteren Prophase stets nur ein Nukleolus zu finden ist. In den älteren Regionen der Wurzelspitze zeigen die Kerne der fertigen Epithelzellen viel seltener als die Kerne im Interphasenzustand zwei Nukleolen. Hantelförmige Nukleolen wurden nicht mehr gefunden, so daß hier die Nukleolen nicht mehr zu verschmelzen scheinen

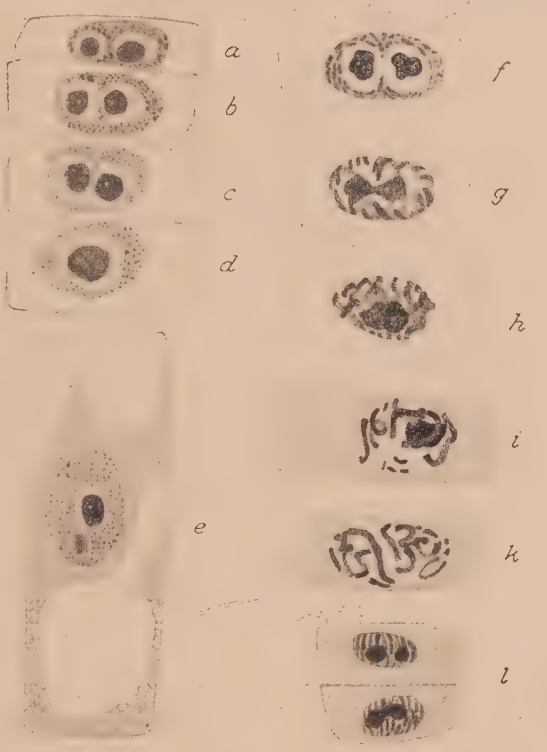


Fig. 72. Zellen des Epiblems von Galtonia candicans. Alle Figuren, außer *e*, sind der Region entnommen, in welcher die Epiblemzellen die letzten Teilungen zeigen. *a* bis *d* hintereinander folgende Zellen; alle anderen sind verschiedenen Schnitten entnommen. *e* ausgewachsene junge Epiblemzelle. *a* bis *g* und *e* mit Sublimateisessig fixiert und mit Säurefuchsin-Anilin gefärbt. *h*, *i*, *k* mit mittlerer FLEMMING-Lösung fixiert und mit Eisenhämatoxylin gefärbt. Vergrößerung 975fach.

Die Nukleolen sind, wie wir sehen werden, Ante aus Reserveeiweiß und dementsprechend verhalten sie sich in biologischer Beziehung ähnlich wie Eiweißkristalle und bis zu einem gewissen Grade wie Öltropfen und Stärkekörner. So werden sie zuerst aus absterbenden Protoplasten herausgelöst wie andere Reservestoffe und verschwinden, ehe der Zellkern ganz zerstört ist.

In sich ausbildenden Gefäßen sahen wir die Nukleolen so schwinden, wie es die Fig. 73 darstellt.

Wie man sieht, bleiben die Nukleolen während des Lösungsprozesses hier rundlich und verkleinern sich langsam.

In den Zellen der Wurzelhaube tritt ebenfalls noch vor dem Absterben der Kerne eine allmähliche Lösung der Nukleolen ein.

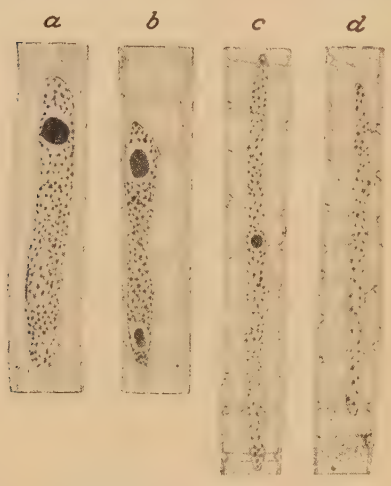


Fig. 73. Junge Tracheenzellen der Wurzel von Galtonia. *b*, *c*, *d* aus einer Längsreihe von Tracheenzellen. *a* 2—3 mm von der Wurzelspitze entfernt: und *d* ungefähr 6 mm von der Wurzelspitze entfernt. Fixiert mit Sublimateisessig, gefärbt mit Eisenhämatoxylin. 1100fach vergrößert. Nach Kiehn (1917).

Rosen (1894, S. 266) beschreibt die Lösung der Nukleolen in der Wurzelhaube von Vicia faba nach fixierten und gefärbten Präparaten. Er sagt: „Ungemein auffallend ist auch hier wieder die Reduktion der Nukleolarmasse in den Haubenkernen; dieselbe stellt das erste Zeichen der Kerndegeneration dar und ist, wie sonst, mit einer Zerteilung der Nukleolen verbunden. Die Teilstücke verkleinern sich bis zum vollständigen Verschwinden". Hierzu ist zu bemerken, daß Rosen selbstverständlich die Zerteilung nur aus dem Vorkommen einzelner oder mehrerer Nukleolen in verschiedenen Zellen erschloß. 1896 untersuchte Rosen auch das Schwinden der Nukleolen in den axilen Zellreihen der Wurzelhaube der Hyazinthe an fixierten Präparaten. S. 243 sagt er: „Gleichzeitig teilen sich die Nukleolen, verringern ihr Volumen und verlieren die typischen, wohlumgrenzten Höfe; ihre Reste sind endlich schwer nachweisbar, da sie sich nur sehr schwach tingieren; endlich findet das Absterben, das sich durch das gänzliche Zusammenfallen des Zellinhaltes zu erkennen gibt, rasch statt". Er bildet auf Taf. II, Fig. 5 fünf Zellschichten von den lateralen Partien der Haube (S. 243) ab, von denen die innersten in ihrem Zellkern zwei große, die weiter außen liegenden zahlreiche Nukleolen zeigen.

Wir (Kiehn, 1917) sahen in den jüngsten Zellen (Fig. 74 *a*) der Wurzelhaube von Galtonia einen im Durchschnitt 12 μ^3 großen, runden Nukleolus, selten zwei kleine von zusammen dem gleichen Volumen. In den drei darauf in der axilen Längsreihe folgenden Zellen sind ebenfalls ein oder zwei Nukleolen in dem Kern vor-

handen, die aber nur ungefähr ein Volumen von 7 μ^3 besitzen (*b*, *c*). In der fünften und sechsten Zelle der Reihe (*e*, *f*) ist der Kern gewachsen, während die Nukleolen gewöhnlich nur ein Volumen von etwa 1,5 μ^3 besitzen. In den äußersten Zellen der Wurzelhaube, welche noch einen Kern enthalten, ist dieser kleiner und enthält meist keinen Nukleolus mehr (*g*). Den Zellen der äußersten Spitze der Wurzelhaube fehlt der Protoplast. Die Nukleolen behalten bei der Lösung ihre glatten Umrisse und sind während der ganzen Lösung gleich färbbar. Eine größere Zahl kleinerer Nukleolen wurde in den älteren Zellen niemals gesehen; eine „Zerteilung" des Nukleolus findet demnach vor der Lösung nicht statt.

Auch im Endosperm der keimenden Samen von Galtonia fanden wir (Kiehn 1917) eine relativ frühzeitige Abnahme der Größe der Nukleolen. Die Samen keimten in feuchten Sägespänen. Die Nukleolen der Kerne des mittleren Teiles des Endosperms zeigten folgende Veränderungen ihrer Größe:

Ruhender Samen: Das Gesamtvolumen der Nukleolen eines Kernes betrug 65 cbμ. Reservestoffe sind fettes Öl, Aleuron, Reservekohlehydratlamellen.

10 Tage nach der Aussaat: Gesamtvolumen 13 cbμ. Fett wurde nicht beobachtet, weil es aus dem Präparat durch Alkohol herausgelöst ist. Aleuron noch reichlich, auch noch Reservekohlehydratlamellen.

17 Tage nach der Aussaat: Gesamtvolumen 2,7 cbμ. Alle Kerne noch gut erhalten. Kohlehydratlamellen gelöst, auch Aleuron nur noch wenig vorhanden. In der innersten Schicht des Endosperms etwas Stärke.

20 Tage nach der Aussaat: Gesamtvolumen 0 bis 0,5 cbμ. Viele Kerne zusammengefallen oder unkenntlich geworden. Reservekohlehydratlamellen und Aleuron gelöst.

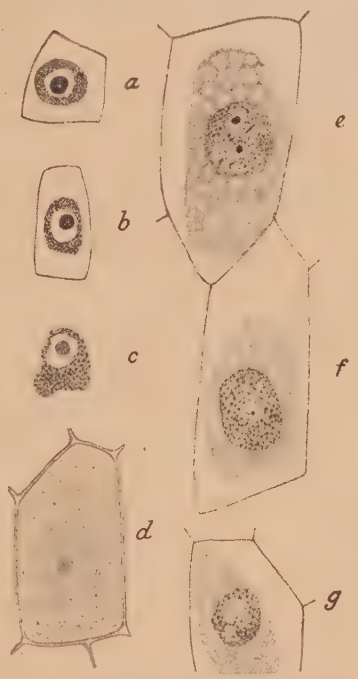


Fig. 74. Zellen der Wurzelhaube von Galtonia candicans. *a* jüngste Zelle, *b* dritte Zelle der Reihe, Kern aus der schlecht fixierten 4. Zelle. *d* Zelle nach lebendem Material. *e*, *f*, *g* 5., 6., 7. Zelle der Reihe. Fixiert (außer *d*) mit Sublimateisessig, gefärbt mit Säurefuchsin-Anilin. Vergrößerung 876fach.

Schon Zacharias (1885, S. 292) fand, daß sich die Nukleolen in dem absterbenden Gewebe der Blattspitze von Galanthus nivalis und Iris lösen. Er sagt: „Die Abnahme der Nukleolarsubstanz mit zunehmendem Alter der Kerne scheint eine sehr verbreitete Erscheinung zu sein. Sehr auffallend tritt dieselbe z. B. bei Galanthus nivalis hervor, wenn man junge noch in der Zwiebel eingeschlossene Laubblätter mit alten vergleicht, die schon von der Spitze her abzusterben beginnen. (Die jungen Blätter waren am 9. September frisch in Alkohol eingelegt worden, die alten am 10. Mai). Die Kerne der jungen Blätter enthalten noch große

Nukleolen. In den alten Blättern hingegen lassen sich in der Nähe der gelb gefärbten Spitzen überhaupt keine Nukleolen mehr nachweisen, während in der Nähe der Basis noch Nukleolen vorhanden sind, welche aber um vieles kleiner erscheinen als in den jungen Blättern."

Mit dem „Altern" der Zellen hat die Lösung nichts zu tun. Nach Angabe von Schorler (1883) bleiben die Nukleolen in alten stärkeführenden Zellen der Hölzer, in denen die leicht färbbare Substanz der Kerne verschwindet, am längsten erhalten. Die Angabe von Johow (1880), daß in alten Raphidenschläuchen von Tradescantia die Nukleolen nur in wenigen Fällen aufzufinden gewesen wären, sagt nicht sicher, daß sie gefehlt haben. Rosen (1896, S. 247) sah bei den Raphidenzellen der Hyacinthe den Nukleolus wie einen Tropfen Öl an der Kernwand haften. Die Lösung der Nukleolen der absterbenden Blätter der Monokotyledonen ist verständlich, wenn wir sehen, daß aus den absterbenden Teilen alle Reserveante und Reservestoffe auswandern ehe die Zelle ganz abstirbt.

Wir beobachten bei Galtonia folgendes:

Es wurde ein am 23. Oktober gepflücktes Blatt einer absterbenden Topfpflanze auf die Gesamtmasse des Kernkörpereiweißes untersucht, welches durchschnittlich in einem Kern der verschiedenen Gewebe und Regionen des Blattes vorhanden war. Das Blatt war 90 cm lang, bei einer größten Breite von 6 cm; die obersten 30 cm waren schon tot, die nächsten 25 cm nur vergilbt, der untere Teil noch grün. In dem vergilbten Teil war in den verschiedenen Geweben das Gesamtvolumen der Nukleolen eines Kerns im Durchschnitt das folgende:

Epidermis	0 cbμ
Assimilationsparenchym . . .	0 „
Zentrales Wassergewebe . . .	0 „
Tracheenteilparenchym . . .	0 „

Demgegenüber waren in einem normalen Blatt die Verhältnisse wie folgt:

Epidermis	40 cbμ
Assimilationsparenchym . . .	8 „
Zentrales Wassergewebe . . .	47 „
Tracheenteilparenchym . . .	8 „

Für die noch grüne Region des Laubblattes ergaben sich folgende Zahlen:

Epidermis	0 cbμ
Assimilationsparenchym . . .	0 „
Zentrales Wassergewebe . . .	2 „
Tracheenteilparenchym . . .	1 „

An der Basis der Spreite, dicht über der Region, in welcher die Trennungsschicht sich anzulegen begann, fanden sich folgende Größen:

Epidermis	25 cbμ
Äußeres Parenchym	3,5 „
Zentrales Parenchym	15 „
Tracheenteilparenchym . . .	2 „

Zum Vergleich gebe ich noch die Größen der Masse der Nukleolen in der oberen Speicherbasis eines weiteren abgestorbenen Blattes wieder, in dem die Trennungsschicht vollständig entwickelt war. Dafür sind die Zahlen:

Epidermis	20 cbμ
Äußeres Parenchym	16 „
Zentrales Parenchym	45 „
Tracheenteilparenchym . . .	8 „

Die Nukleolarsubstanz verschwindet viel früher, als die Kerne zugrundegehen. Sie wird noch vor dem Vergilben der Chloroplasten fast völlig von den Kernen

entfernt. Besonders ist noch darauf hinzuweisen, daß die Menge des in den einzelnen Kernen angesammelten Kernkörpereiweißes nicht größer ist als in den Geweben des assimilierenden Laubblattes, während die Kohlehydrate in bedeutend größeren Mengen in der Speicherschuppe abgelagert werden als im Laubblatt.

Wie die absterbenden Laubblätter verhalten sich (Kiehn 1917) auch die absterbenden Deckblätter der Blüten und Perianthblätter von Galtonia.

Da bei den Blättern der Zwiebelgewächse die Zellen der Blattspreite auf die Arbeit der Assimilationszellen angewiesen sind, wenn sie Reservestoffe speichern wollen und die Speicherbasen der Blätter energisch Reservestoffe ansaugen und in noch nicht fertigen Blättern die sich ausbildenden Zellen Reservestoffe verbrauchen, so werden die Reservestoffe, die in den Zellen vorhanden sind, abnehmen, wenn man die Blätter lange Zeit verdunkelt.

Schon Zacharias (1885, S. 292) sagt: „Das Verschwinden der Nukleolen läßt sich bei Galanthus durch Verdunklung beschleunigen."

Wir (Kiehn 1917) haben die Frage nach dem Einfluß der Verdunklung der wachsenden Blätter auf die Nukleolen genauer untersucht.

Zuerst wurde ein normales Laubblatt einer Topfpflanze von Galtonia candicans, welches vom 25. Mai bis 1. Juli herangewachsen war und eine Länge von 60 cm und eine Breite von 4,5 cm besaß, auf die Größe der Nukleolen untersucht. Das Resultat der Untersuchung ist in der beistehenden Tabelle mitgeteilt. Dann wurden zwei bis zum 22. Mai im Garten erzogene, dann eingetopfte Pflanzen in den Dunkelschrank gestellt. Ein Blatt von 76 cm Länge und 4 cm Breite einer dieser Pflanzen wurde nach 36 Tagen, und ebenso ein Blatt von 82 cm Länge der anderen Pflanze nach zweimonatlicher Verdunklung untersucht. Die Resultate sind ebenfalls in der Tabelle zu finden. Wie die Tabelle zeigt, hatte das Volumen jeder der untersuchten Sorten von Nukleolen schon nach 36 Tagen, noch mehr nach 2 Monaten abgenommen. Die Durchschnitte der Größen aller untersuchten Sorten der Nukleolen des normalen, des 36 Tage und des 2 Monate verdunkelten Blattes verhielten sich wie 1 : 0,38 : 0,18.

Volumen der Nukleolen in cbμ.

Blattregion	Zellart	normal. Laubblatt	nach 36tägiger Verdunklung		nach zweimonat. Verdunklung	
			Volum.	Abnahm. in %	Volum.	Abnahm. in %
Basis des Blattes	Epidermis	40	18	55	8	80
	Assimilationsparench.[1])	14	2,5	82	<0,5	96½
	zentrales Wassergewebe	50	13	74	7	86
	Tracheenteilparenchym	8	4	50	<0,5	94
Mitte der Blattspreite	Epidermis	40	26	35	15	62½
	Assimilationsparench.	8	3	62½	<0,5	94
	zentrales Wassergewebe	47	12	74½	7	85
	Tracheenteilparenchym	8	4	50	<0,5	94
		215	82,5	—	39	—

[1]) Ohne Chlorophyll, wird Speichergewebe.

Im Einklang mit dem, was wir bei den Blättern fanden, sah Zacharias (1885, S. 292) die Nukleolen aus den abfallenden Blättern von Sambucus nicht verschwinden, aber kleiner werden als in arbeitenden Laubblättern. In den Siebteilen hatten die Kerne an Größe nicht abgenommen.

Gerät der Nukleolus in das Zytoplasma, so verfällt er immer der Lösung. Andrews (1903, S. 37) berichtet, daß Nukleolen der lebenden Zelle, welche durch Zentrifugierung in das Zytoplasma geschleudert worden waren, in der lebenden Zelle nach 27 Tagen gelöst waren. Ebenso werden Nukleolen, welche bei der Kernteilung in das Zytoplasma gelangen, bald gelöst.

Bei den Lösungsvorgängen der Nukleolen, welche wir bisher besprochen haben, läßt sich eine Änderung der Struktur, Dichte und Gestalt der Nukleolen, die in der Lösung begriffen sind, nicht feststellen; es sieht aus, als würde bei der Lösung der Nukleolen die Substanz der Nukleolen von außen abgetragen.

Anders scheint es sich mit den Nukleolen zu verhalten, die während der Teilung des Kernes innerhalb des Kernes gelöst werden. Zacharias (1885, S. 279) beobachtete die Lösung der Nukleolen in lebenden Rhizoiden von Chara während der Kernteilung. Er sagt: „Naht die Kernteilung heran, so verliert der Nukleolus an Deutlichkeit, er erfährt langsame Gestaltveränderungen, die schließlich einen amöboiden Charakter annehmen. Der Kern hat inzwischen ellipsoidische Gestalt erhalten. Nun wird der Nukleolus entsprechend der Längsachse des Kernes verzerrt, dabei immer mehr an Deutlichkeit einbüßend, so daß man ihn schließlich nicht mehr zu erkennen vermag". Hier wurde also der Nukleolus nicht kleiner, sondern weniger dicht und löste sich zuletzt völlig. Lundegardh (1912, S. 260) sagt ähnlich von dem Nukleolus des die Kernwand bei der Teilung eben lösenden Kernes der lebenden Zelle der Wurzelspitze von Vicia faba: „Der Nukleolus ist groß, matter als im Ruhestadium oder in der früheren Prophase und besitzt eine sehr gelappte und amöboide Gestalt". Dementsprechend konnte Kiehn im Epiblem der Wurzel von Galtonia niemals ein Bild finden, welches ein Kleinerwerden der während des Verschwindens der Kernmembran sich lösenden Nukleolen anzeigte.

Wie ich zeigte, wurde ein in Alkohol gehärteter Nukleolus in 5,5 Stunden durch Trypsin in der Weise gelöst, daß seine Größe kaum, wohl aber seine Lichtbrechung mehr und mehr während der Lösung abnahm, daß also keine wesentliche äußere, sondern fast allein innere Lösung der Substanz statt hatte. Danach ist es wahrscheinlich, daß auch im sich teilenden Kern der aus einer porösen Tröpfchengallerte bestehende Nukleolus durch ein in den Nukleolus eindringendes Enzym angegriffen wird, so daß die Masse des Nukleolus immer weniger dicht und immer weniger fest wird, und deshalb bei den während der Teilung des Kernes vor sich gehenden Bewegungen im Plasma in seiner Gestalt leicht verändert wird.

Es wäre noch zu versuchen, ob sich der Nukleolus während der Kernteilung schneller durch Trypsin löst als im Ruhekern.

Es ist wohl kaum zu bezweifeln, daß auch die Höhlungen der pflanzlichen Nukleolen Erscheinungen sind, welche mit der inneren Lösung der Nukleolen zusammenhängen. Es ist bei einer Tröpfchengallerte wahrscheinlich, daß nicht alle Partien ganz gleich sind, und die weniger dichten fallen zuerst der Lösung anheim. Die in der Höhlung entstehende Lösung wirkt dann auch osmotisch saugend, so daß die Höhlung dadurch vergrößert werden kann und sich abrundet. Wir kommen bei den tierischen Nukleolen darauf zurück.

Anders schildert nach fixiertem Material Rosen (1894, S. 255) den Verlauf der Lösung: „Der ruhende Meristemkern besitzt gewöhnlich in der Wurzel der Hyacinthe nur einen wohl abgerundeten Nukleolus. Während der Herausbildung des Kernfadens aus dem Gerüstwerk des sich zur Teilung vorbereitenden Kernes beginnt der Nukleolus sich zu verkleinern, indem seine Masse abschmilzt und die Lösung offenbar aus dem Kernraum herausgeführt wird. Der Auflösungsprozeß erfolgt von der Peripherie des Nukleolus aus, selten jedoch gleichmäßig, meist lokal in Einschnitten und Furchen stärker als an den dazwischenliegenden Teilen, so daß der Nukleolus zuletzt rissig wird und dann in eine verschiedene Anzahl (2—4) eckiger Stücke zerlegt wird, welche sich endlich ganz verlieren; ein solches Teilstück ist in Fig. 8 gezeichnet".

Wahrscheinlich hat sich Rosen durch die unregelmäßige Form der Nukleolen verleiten lassen, ein Rissigwerden und einen Zerfall der Nukleolen anzunehmen. Wenn auch ein Zerfall der Gallerte in kleinere Stücke bei der Lösung unter Umständen leicht vorkommen könnte, sind doch alle Angaben über den Zerfall von Nukleolen in kleinere Stücke unsicher.

Wir haben gesehen, daß in den verdunkelten Laubblättern die Nukleolen der lebenden Zellen an Größe abnehmen, daß ihre Substanz also in der lebenden Zelle verbraucht oder aus ihr abgeleitet wird. Es ist nun noch die Frage zu stellen, ob solche durch Lösungsvorgänge verkleinerte Nukleolen, dann, wenn der Zelle reichlich Nährmaterial zugeführt wird, wieder heranwachsen wie andere Reservestoffante unter gleichen Verhältnissen.

Zuerst scheint folgender Versuch die Frage zu bejahen, den wir (Kiehn 1917) anstellten. Wir untersuchten die zweitäußerste Laubblattbasis einer im vollen Wachstum begriffenen Pflanze von Galtonia candicans am 1. Juli, ferner die entsprechende Zwiebelschuppe einer in den Ruhestand übergehenden Pflanze am 6. November, zuletzt die analoge Laubblattbasis von einer völlig ruhenden Zwiebel im Dezember. Die beifolgende Tabelle, welche die Durchschnittsgröße der Nukleolen angibt, zeigt, daß die Nukleolen in der zweitäußersten vorjährigen Laubblattbasis sich wahrscheinlich vergrößern, wenn die Pflanze in den Ruhezustand übergeht und die Speicherschuppen wieder mit Reservestoffen füllt. Allerdings ist dieser Versuch nicht beweisend, da die Differenz nur zufällig in dieser Richtung liegen könnte.

Gesamtvolumen der Nukleolen der Kerne der zweitäußersten vorjährigen Laubblattbasis.

Gewebe	Pflanze im vollen Wachstum	In den Ruhezustand übergehend		Ruhende Zwiebel	
			Zunahme %		Zunahme %
Epidermis	6	6		7	16
Äußeres Parenchym	10	14	40	16	60
Zentrales Parenchym					
oberer Teil	21	41	95	40	90
unterer Teil	15	30	100	34	126
Tracheenteil-Parenchym . .	8	10	25	20	150

Unsere chemischen Kenntnisse von den Nukleolen sind noch sehr gering. Stellen wir zuerst die wichtigsten mikrochemischen Reaktionen kurz zusammen, auf das Kapitel über die Kerne von Allium cepa und die Referate verweisend.

Mikrochemische Reaktionen der Nukleolen.

Wasser. Lebendes Material. Löst nicht. (Allium, MEYER).
Absoluter Alkohol. Lebendes Material. Denaturiert. (Allium, MEYER).
Wasser von 100° C. Lebendes Material. Denaturiert. (Allium, MEYER).
Salpetersäure, 33proz. Alkoholmaterial. Färbt gelb. (Allium, MEYER).
Salpetersäure, 1,5proz. Lebendes Material. Quellung, löst nicht. (Allium, MEYER).
MILLONS Reagens. Lebendes Material. Färbt. (Allium, MEYER).
Kalilauge, 2proz. Lebendes Material. Löst. — Alkoholmaterial. Löst nicht. (Allium, MEYER).
Sodalösung, 10proz. Lebendes Material. Löst. (Allium, MEYER).
Kochsalzlösung, 10proz. Lebendes Material. Löst nur etwas Substanz heraus. (Galanthus, ZACHARIAS).
Schwefelammon. Lebendes Material. Färbt nicht. (Allium, MEYER).
Trypsin. Alkoholmaterial. Löst schnell. (Allium, MEYER).
Pepsin. Alkoholmaterial. Quillt, löst erst schneller, dann sehr langsam Substanz weg, zuletzt vollständig. (Allium, MEYER).
Verdauungsreste werden durch 10proz. Kochsalzlösung nicht verändert. (Galanthus, ZACHARIAS).
Chromsäure, 5proz. Löst die Nukleolen vollkommen, meist früher, bisweilen später als das Kerngerüst. (Fritillaria, WISSELING).
Phosphorsäure, konzentriert. Löst bis auf einen Rest, während die Chromosomen nicht gelöst werden.

Nach diesen Reaktionen kann es kaum einem Zweifel unterliegen, daß die Gallerte der Nukleolen wesentlich aus Eiweißkörpern besteht. Dafür sprechen hauptsächlich die Denaturierung durch siedendes Wasser und Alkohol und das Verhalten gegen Trypsin, MILLONS Reagens und Salpetersäure. Die beiden letzten Reaktionen weisen auf das Vorkommen einer Tyrosin- und Indolgruppe hin.

Nach den Erfahrungen, die man bei Fettropfen der Zellen und den ergastischen Kohlehydratanten gemacht hat, ist es wahrscheinlich, daß auch die Nukleolen aus einer Mischung von Eiweißkörpern, die miteinander verwandt sind, bestehen.

Da Wasser die Nukleolen nicht, Trypsin sie leicht löst, so handelt es sich nicht um Albumine, die wohl auch kristallinisch auftreten würden. Die leichte Koagulierbarkeit der Kernkörpersubstanz durch Kochen mit Wasser und die Unlöslichkeit in 10proz. Kochsalz- und Glaubersalzlösung sprechen nicht für reich-

liches Vorkommen von Globoiden in den Nukleolen. Pepsin greift stark und zwar zuerst schnell, dann sehr langsam an.

So deutet das Verhalten der Gallerte am meisten darauf hin, daß sie wesentlich aus Nukleoproteiden bestehen könnte. Doch könnten ja auch uns noch unbekannte Eiweißstoffe vorliegen.

Locker gebundenes Eisen fand ich nicht in ihnen, doch habe ich erst wenige Spezies geprüft.

Zu einem prinzipiell ähnlichen Schluß ist übrigens, worauf ich noch besonders aufmerksam machen möchte, zuletzt auch Zacharias (1910, S. 188) gekommen, der sagt: „Die durch die geschilderten Reaktionen ausgezeichnete, nach der Verdauung zurückbleibende Substanz der Chromatinkörper habe ich, wie weiter oben ausgeführt wurde, früher als Nuklein oder Kernnuklein bezeichnet, die Verdauungsreste der sonstigen Formbestandteile der Zelle aber Plastin genannt. Bei allen diesen Substanzen dürfte es sich um Verdauungsreste verschiedener Nukleoproteide oder Nukleoalbumine handeln, wenn es auch selbstverständlich nicht ausgeschlossen ist, daß hier auch andere unverdauliche Stoffe mit in Betracht kommen könnten". Auch Tröndle (1912) hält die Substanz des Nukleolus von Spirogyra für ein Nukleoproteid.

Wir wollen vorläufig, ähnlich wie in der Makrochemie die Gruppe der Albuminoide wesentlich unter Berücksichtigung anatomischer Momente gebildet worden ist, den Begriff des „pflanzlichen Kernkörper-Eiweißes" bilden und darunter alle wesentlich gleichartig reagierenden Eiweißstoffe zusammenfassen, welche die Gallerte der pflanzlichen Nukleolen aufbauen. Daß diese Stoffe nicht absolut gleich reagieren werden, ist wohl selbstverständlich, da sie ebenso verschiedene Glieder einer Stoffgruppe sein werden wie die Globoide der verschiedenen Samenspezies, aber sie werden, wie gesagt, vermutlich alle Glieder der Gruppe der Nukleoproteide sein. Andeutungen darüber, daß solche Verschiedenheiten vorkommen, gibt es schon.

So scheinen nach Zacharias (1887, S. 368) sich die Nukleolen von Pteris leichter vollständig im Magensaft zu lösen als die der Angiospermen.

Nemec (1910, S. 359 und 323) und Tröndle (1912, S. 731) haben Angaben gemacht, aus denen hervorzugehen schien, daß sich die Nukleolen verschiedener Pflanzen gegen konzentrierte Phosphorsäure und andere starke Säuren verschieden verhalten. Dabei stimmten die Angaben der beiden Autoren nicht überein.

Nemec gibt an, daß sich die Nukleolen der Wurzelspitzen von Vicia faba und Lilium candidum nach 4 Stunden in konzentrierter Phosphorsäure gelöst haben (entweder völlig oder unter Zurücklassung von Resten), während die Chromosomen zugleich erhalten sind. Nach Tröndle lösten sich die Nukleolen der Wurzelspitze von Vicia faba und Lilium martagon nicht, während sich die Chromosomen lösten. Dagegen sah Tröndle sich die Nukleolen von Spirogyra in Phosphorsäure von 83% lösen. Er sagt (S. 732): „Die Nukleolen sind völlig gelöst, die Pyrenoide nicht, wohl aber ihre Stärke, wie man sich nach Färbung mit Eisenhämatoxylin überzeugen kann".

Ich veranlaßte meinen Assistenten, Herrn Dr. Bernhards, die Angaben der beiden Autoren nachzuprüfen und einige weitere Nukleolen auf ihre Löslichkeit in Phosphorsäure zu prüfen. Die Resultate der Untersuchung folgen hier.

Nemec's Methode der Untersuchung war die folgende. Wurzelspitzen von Lilium und Vicia wurden 1 Stunde in 90 proz. Alkohol fixiert, dann 4 Stunden in Phosphorsäure gelegt und in destilliertem Wasser untersucht. Oder es wurden die Wurzelspitzen nach Einwirkung der Säure 5 Stunden in destilliertem Wasser gewaschen, mit 50 proz. Alkohol fixiert, in Paraffin eingebettet, geschnitten und mit Safranin-Gentiana-Orange gefärbt. Tröndle fixierte Vicia mit 100 proz., Lilium mit 70 proz. Alkohol. Die Dauer der Fixierung gibt er nicht an. Das fixierte Material bettete er ein, zerlegte es in 10 μ dicke Schnitte, brachte diese 10 Minuten (S. 731) in 83 proz. Phosphorsäure, dann $^1/_2$ Stunde in fließendes Wasser und färbte sie mit Hämalaun. Spirogyra wurde im ungeschnittenen Zustand untersucht.

Da dem Nachweis der mit Säure behandelten Nukleolen durch die von Tröndle und Nemec benutzten Färbeverfahren Unsicherheiten anhaften, haben wir ein anderes Verfahren des Nachweises benutzt. Es folgt die Arbeit von Bernhards.

Wurzelspitzen von Vicia faba, Lilium candidum, Hyacinthus, Alsophila alata, Marattia, Sprosse von Fontinalis antipyretica, Blätter von Allium cepa wurde 2—4 Tage in 30—50 proz. Alkohol fixiert. Von dem Alkoholmaterial wurden zuerst mit dem Rasiermesser Schnitte angefertigt, die eine halbe Stunde gewässert und dann unter Deckglas gebracht wurden. Nach Zeichnung eines Nukleolus mit dem Zeichenprisma wurde 42 proz. Phosphorsäure seitlich dem Schnitt zugesetzt und mehrfach durchgesaugt. Bei allen Pflanzen trat Quellung von Kern und Nukleolus ein. Der Nukleolus-Durchmesser wuchs z. B. bei Psilotum um 100%, bei Marattia um 75%. In keinem Fall trat Lösung der Nukleolen nach 24 Stunden ein.

Die Nukleolen in Fäden von Spirogyra, die 8 Tage im Dunkeln gestanden hatten, dann 24 Stunden in 50 proz. Alkohol fixiert worden waren, quollen, so daß ihr Durchmesser um 50% zunahm. Lösung trat auch bei Spirogyra nach 24 Stunden nicht ein.

Bei Anwendung der 84 proz. Phosphorsäure, die sich nicht unter dem Deckglas durchsaugen ließ, wurden die Schnitte in ein Uhrgläschen voll Säure gelegt, dann bis 2 Stunden in Wasser gewaschen, unter Deckglas gebracht und mit starker Jodkaliumlösung (siehe Arthur Meyer, Praktikum der Bakterienkunde, 1903) gefärbt. Sind die Schnitte gründlich ausgewaschen, so färbt sich der Kern gelblich, der Nukleolus rötlich-braun. Vicia faba, Allium cepa, Hyacinthus, Lilium candidum wurden so geprüft; die Nukleolen waren nach 1—2stündiger Einwirkung der Phosphorsäure nicht gelöst, nur die von Allium erschienen stärker angegriffen.

Es wurden auch die Angaben von Nemec und Tröndle nach deren Methode, bei 4stündiger Einwirkung der Säure und bei Anwendung des Nachweises des Nukleolus durch Jod sorgfältig nachgeprüft. Weder die Nukleolen von Vicia noch die von Lilium

candidum lösten sich nach 4stündiger Einwirkung der 84proz. Phosphorsäure.

Das Verhalten der Nukleolen von Spirogyra hat Herr Bernhards aus äußeren Gründen nicht mehr völlig klären können. Nur kürzere Zeit mit Alkohol behandelte und kürzere Zeit in Phosphorsäure gelassene, dann nur $^1/_2$ Stunde in Wasser gewaschene Zellen von Spirogyra zeigten den Kern gelblich gefärbt und der Nukleolus schien gelöst zu sein. Als mit 8 Wochen in 50 proz. Alkohol fixiertem Material experimentiert wurde und das Auswaschen der Phosphorsäure 24 Stunden lang, also gründlich, erfolgt war, fanden sich in vielen Zellen die Nukleolen deutlich erhalten.

Eine spezifische Färbung, welche die Nukleolen von anderen Gebilden der Zelle zu unterscheiden gestattet, gibt es nicht. Man kann aber für die verschiedenen Pflanzenspezies Methoden ausarbeiten, welche die meisten Nukleolen der Zellen durch besondere Färbung hervortreten lassen. Z. B. färben sich in einem Gemisch von Fuchsin und Jodgrün bei passender Fixage und Differenzierung eventuell Nukleolen rot und Chromatinmassen grün (Humphrey 1914, S. 108), Zimmermann 1893). Mit Säurefuchsin-Methylenblau färbten Rosen (1892, S. 446) und Schottländer (1893) die Nukleolen je nach dem Verfahren blau oder rot. Auch mit der Safranin-Gentianaviolett-Orange-Methode nach Flemming lassen sich nach Mottier (1897, S. 170) Nukleolen rot, das Chromatin zugleich blau oder violett färben. Wager färbte (1914, S. 44) mit Gentianaviolett-Safranin Nukleolen rot, Chromosomen tiefrot, Zytoplasma violett. Wenn man genauer zusieht, wird sich wohl überall herausstellen, daß sich sehr kleine und sehr große und intakte und in Lösung begriffene Nukleolen gegen die Farbstoffe verschieden verhalten. Zacharias (1885, S. 264) zeigte auch, daß ammoniakalische Karminlösung die Nukleolen, essigsaure die Chromosomen besonders stark färbte.

Zum Verständnis der Resultate der Färbeverfahren können unsere Angaben über das Verhalten der Nukleolen von Allium zu den Farbstoffen dienen. Besonders interessant ist die Tatsache, daß von allen Gebilden der Zelle die Nukleolen den Farbstoff am festesten halten, also „chromatischer" sind als das „Chromatin". Und zwar gilt das für die Eisenalaun-Hämatoxylin-, die Säurefuchsin-, Safranin- und Fuchsinmethode.

Eine besondere Besprechung erfordert das Verhalten der Nukleolen bei der Kernteilung.

Ganz allgemein ist zu konstatieren, daß der in dem ruhenden oder in der Interphase befindlichen Kern vorhandene Nukleolus bei der Kernteilung angegriffen wird. Der Auflösungsprozeß scheint schon ganz im Anfang des Teilungsvorganges zu beginnen. Vollendet ist der Lösungsvorgang frühestens in der Mitte der Prophase, im Stadium der völligen Isolierung und Fertigstellung der Chromosomen, noch vor der Lösung der Kernmembran, spätestens dann, wenn die Tochterkerne ausgewachsen sind.

Die Zeit der Lösung des Nukleolus ist für die einzelnen Kernspezies nicht konstant, wenn auch für eine Kernspezies, die an einem bestimmten morphologischen Ort liegt, die Lösung ungefähr in dem

gleichen Zustand des Kernteilungsprozeßes erfolgt. Debski (1897, S. 81) sagt z. B. über die Lösung der Nukleolen während der Kernteilung von Chara, auf Grundlage von Beobachtungen an fixiertem Material S. 81: „Die Nukleolen lösten sich schon früher (vor dem Verschwinden der Kernmembran) im Kern auf oder es wurden ihre Reste in das Plasma ausgestoßen, wo sie dann stets als größere Kugeln, welche in der Nähe der Kernhöhle liegen, leicht zu unterscheiden sind". Liehr (1916, S. 71) sagt: „In den meisten Fällen dürfte zur Zeit der Membranlösung bereits der Nukleolus gänzlich gelöst sein". Rosen (1894, S. 255) fand bei einer Hyacinthe stets, daß die Nukleolen während des Spiremstadiums verschwanden; bei anderem Material wurden die Nukleolen erst aus der Spindel in das Zytoplasma ausgestoßen. Es ist danach noch die Frage zu lösen, von welchen Verhältnissen die frühere oder spätere Lösung der Nukleolen abhängig ist.

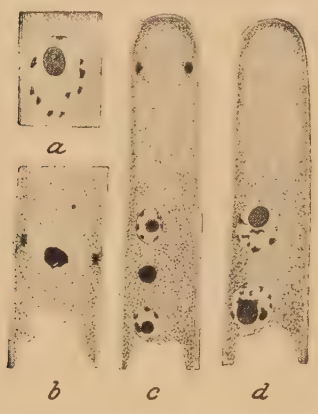


Fig. 75. Pyronema confluens. *a* Kern des einkernigen Askus in Diakinese. *b* Teilung des primären Askuskernes. *c* zweikerniger Askus mit Nukleolus. *d* zweikerniger Askus; der Nukleolus gelöst. Nach Fig. 90, 98, 103, 104 von Clauss (1912).

Es mögen einige Beispiele angeführt sein für Beobachtungen, welche dem zugrunde liegen, was über den Zeitpunkt der Lösung der Nukleolen gesagt wurde. Rosen (1895, S. 255) fand, daß der Nukleolus bei der Hyacinthe oft schon während des Spiremstadiums gelöst war. Vor dem Verschwinden der Kernmembran sah Debski (1897) den Nukleolus bei Chara gelöst. Kurz vor der Bildung der Kernplatte war nach Yamanouchi's (1912) Abbildungen der Nukleolus bei Cutleria verschwunden, ebenso nach Sharp's Figuren (1912, Taf. VII) bei Equisetum und nach Mottier (1900) bei Dictyota. Strasburger sagt (1897) von den Kernen von Fucus: „Die Nukleolen hatten sich nicht verändert, während die Differenzierung der Chromosomen sich vollzog, ihre Größenabnahme fällt mit der Ausbildung der Spindelfasern, ihr Schwund mit der Fertigstellung derselben zusammen". Wager (1904) bildet Kerne von Phaseolus ab, bei denen der Nukleolus noch während des Kernplattenstadiums vorhanden ist (Fig. 23) und etwas spätere Stadien, denen er fehlt. Rosen (1895, Taf. IV, Fig. 4) zeichnet einen vegetativen Kern von Psilotum im Diasterstadium, außerhalb dessen drei Nukleolen im Zytoplasma liegen. Bald darauf (Fig. 5) sind die Nukleolen gelöst. Poirault und Raciborski (1895) sahen in das Zytoplasma ausgetretene Nukleolen in den sporogenen Hyphen der Aecidien kurz vor völliger Ausbildung der Tochterkerne schwinden. In der Sporenmutterzelle blieben sie länger liegen. Ein Nukleolus war in einer nahezu reifen Spore nachzuweisen (Fig. 67 Bn). Auch Wager (1893) sah die Nukleolen der Kerne der jungen Basidien teilweise bis nach Ausgestaltung der Tochterkerne erhalten bleiben (Taf. 26, Fig. 46). Nach Claussen (1912) ist der Nukleolus des aus

zwei Kernen verschmolzenen großen Kernes des Ascus von Pyronema confluens groß und kugelförmig (unsere Fig. 75 *a*). Bei der Spindelbildung erscheinen die Umrisse des mit schwacher Flemming-Lösung fixierten und mit Eisenhämatoxylin gefärbten Nukleolus unregelmäßig (*b*). Wenn sich die mit einem neuen Nukleolus versehenen Tochterkerne schon mit einer Membran umgeben haben, liegt der Nukleolus noch zwischen den Kernen im Zytoplasma (*c*). Bereiten sich die Kerne zur zweiten Teilung vor, so ist der Nukleolus verschwunden (*d*).

Wenn sich im Zustand der Anaphase noch Nukleolen im Kern vorfinden, so werden sie ganz oder teilweise aus dem Spindelraum in das Zytoplasma hinausbefördert. Gewöhnlich findet man dann im Zytoplasma nur ungefähr so viele und ungefähr so große Nukleolen wie im Kern gewöhnlich kurz vor der Spindelbildung zu finden sind, so daß man annehmen kann, sie seien unverändert in ähnlicher Weise hinausgestoßen worden wie Eiweißkristalle. Manchmal aber sah man in fixierten und gefärbten Präparaten in der Spindel und im Zytoplasma neben der Spindel sehr zahlreiche kleine sich wie die Nukleolen färbende Körner liegen. Wenn nun in den ruhenden Kernen der Präparate meist wenige und größere Nukleolen gesehen wurden, so wurde auf Teilung der Nukleolen oder auch auf Neubildung derselben geschlossen.

Zimmermann z. B. (1893, S. 9), der seine Präparate mit Chromsäure-Platinchlorid fixierte und mit Jodgrün-Fuchsin färbte, fand in den Pollenmutterzellen von Lilium martagon in den Kernen am Ende der Prophase „stets einen oder einige große und eine größere Anzahl kleiner Nukleolen von rundlicher Gestalt. In den sich teilenden Kernen im Zustand der Kernplatte fand er „eine große Anzahl winzig kleiner Körnchen ungefähr gleichmäßig über das gesamte Zytoplasma verteilt“ (unsere Fig. 76). „In dem nun folgenden Tochterknäuel findet man im Zytoplasma bedeutend weniger, aber auch entsprechend größere rot gefärbte Körper (unsere Fig. 76)“. Zimmermann deutet nun diese Tatsachen so, daß die vielen kleinen Nukleolen des Kernplattenstadiums durch Zerfall der großen Nukleolen entstanden seien und dann wieder durch Verschmelzung zu den größeren geworden seien. Er hat aber weder Teilungs- noch Verschmelzungsstadien gesehen, so daß es wahrscheinlicher ist, daß die vielen Nukleolen schon in den betreffenden Kernen vor der Teilung vorhanden gewesen und teilweise in ähnlichen Kernen nicht gesehen worden sind. Es wäre auch möglich, daß die kleinen Körnchen etwas anderes als Nukleolen gewesen wären. Auch Mottier (1897) glaubt an den Zerfall der Kernkörperchen vor dem Schwinden der Kernwand und beschreibt ähnlich wie Zimmermann die im Zytoplasma auftretenden Körnchen (z. B. für die Pollenmutterzellen von Lilium martagon; Fig. 7, Taf. III), die bis zum Schluß der ersten Zellteilung (Fig. 23) erhalten sein können.

Ferner wird davon gesprochen, daß sich die Nukleolen der sich teilenden Kerne lösten und daß dafür im Zytoplasma neue Nukleolen entständen. Strasburger (1895, S. 155) sagt von fixiertem

Material: „Der große Nukleolus (der Pollenzellen von Larix) bezw. die Nukleolen der primären Kerne der Pollenmutterzelle lösen sich an Ort und Stelle zurzeit der Spindelbildung auf, während kugelige Körnchen im Zytoplasma auftreten, die sich wie der Nukleolus tingieren. Diese Körnchen schwinden wieder, wenn auch oft unvollständig, zur Zeit der Bildung der Nukleolen in den Tochterkernen". Von Pollenmutterzellen von Lilium bulbiferum sagt er: „Die wie Nukleolarsubstanz sich färbenden Körnchen, welche nach Auflösung der Nukleolen in den Kernen oder deren Nähe im ganzen Zytoplasma zerstreut auftreten, müssen sich dort somit aus gelöster Nukleolarsubstanz verdichten. Nicht in allen Präparaten der genannten Pollenmutterzellen gelang es mir außerdem, selbst bei scheinbar gelungenster Färbung, extranukleare Nukleolen zu unterscheiden". Auch vom Wandbelag des Embryosackes von Fritillaria, Galanthus, Leucojum gilt ähnliches. In Fig. 23 bildet Strasburger eine Zelle ab, welche Spindel und Zytoplasma ohne Nukleolus zeigt. In Fig. 25, Taf. II ist eine Pollenmutterzelle von Larix abgebildet, deren Chromosomen auseinanderrücken und innerhalb deren Spindel und innerhalb deren Zytoplasma ungefähr 60 kleine Körnchen liegen.

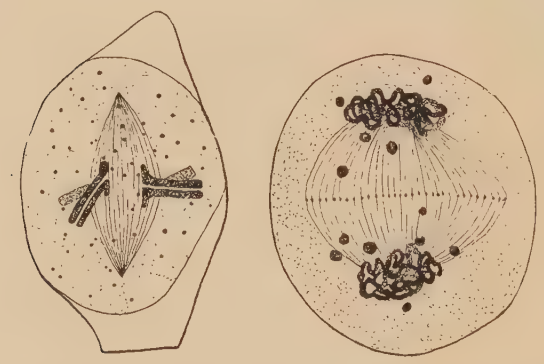


Fig. 76. Pollenmutterzellen von *Lilium Martagon* während der ersten Teilung. Fixierung: Chromsäure + Platinchlorid; Färbung: Fuchsin + Jodgrün. Nach Zimmermann (IV).

Aus Strasburger's Beobachtungen an seinem mit Chromsäureessigsäure fixierten Material kann selbstverständlich weder die Teilung noch die Neubildung der Nukleolen aus Kernkörpercheneiweiß, welches im Kern entstand, im Zytoplasma mit Sicherheit geschlossen werden.

Es sind also noch folgende Fragen sicher zu entscheiden: 1. Sind die zahlreichen kleinen Körnchen, die sich wie Nukleolen färben lassen, Nukleolen? 2. Wenn sie Nukleolen sind, sind diese Körnchen aus dem Kern ausgetreten oder haben sie sich im Zytoplasma neu gebildet? Wie schon gesagt, ist es möglich, daß die von den Autoren gesehenen und als Nukleolen gedeuteten Körnchen gar keine Nukleolen gewesen sind. Vermutlich waren es meist Chromatophoren. Wir fanden (Kiehn 1917) z. B. im Zytoplasma der sich teilenden Pollenmutterzellen, nach Lösung der Nukleolen, in mit Heidenhain's Eisenhämatoxylin gefärbten Präparaten von Galtonia candicans die kleinen Chromatophoren oft genau so wie die Nukleolen gefärbt, so daß sie wohl als kleine rundliche, im Zytoplasma liegende Nukleolen gedeutet werden konnten.

In die Tochterkerne werden bei Pflanzen, soweit die Beobachtungen reichen, im Gegensatz zu Zimmermann's (1893 a, S. 31)

und Rosen's (1895, S. 258) Vermutung, niemals Nukleolen des Mutterkerns aufgenommen. Die Nukleolen der Tochterkerne entstehen immer neu.

Rosen (1894) beschreibt nach fixiertem Material der Hyazinthe die Entstehung der Nukleolen in den Tochterkernen. Er sagt: „Das Wiederauftreten der Nukleolen erfolgt während des Übergangs der Diasterfigur in das Spirem, zu einer Zeit, wenn die Tochterkernanlagen noch offen sind. Die Nukleolen erscheinen in den Bogengängen zwischen den sich rückbildenden Kernfadensegmenten; ihre Anzahl ist wechselnd, aber meist gleich in den zwei Schwesterkernen; ja sogar in ihrer Lage erweisen sie sich meist in den Kernpaaren streng symmetrisch (Fig. 9), und da, wo dies anscheinend nicht der Fall ist, beruht dies wohl gewöhnlich nur darauf, daß die Kerne ungleich geschnitten sind". Strasburger sagt (1888): „Während der Zusammenhang der Verbindungsfäden der Tochterkerne sich löst, pflegen die Kernkörperchen aufzutreten". Bei einer Berücksichtigung der Verteilung und Größe der Nukleolen in den Schwesterkernen fällt eine nicht geringe Übereinstimmung auf."

Über die biologische Bedeutung der Nukleolen der Pflanzen sind recht verschiedenartige Ansichten ausgesprochen worden. Zacharias (1885, S. 295) und Zimmermann (1887, S. 295) wollen die Nukleolen als Organe der Zelle auffassen, dagegen betrachteten Strasburger (1882, S. 54), Guignard, Rosen (1894, S. 263) und andere die Nukleolen als ergastische Gebilde. Wir können nicht zweifeln, daß die Nukleolen ergastische Gebilde sind, denn sie entstehen in den jungen und in älteren Kernen ganz neu und können restlos in der lebenden Zelle gelöst werden.

Wir können ferner mit Sicherheit aussagen, daß die Nukleolen Gebrauchsstoffante sind, daß das Kernkörpercheneiweiß ähnlich wie die Amylose der Stärkekörner, die in den Trophoplasten liegen, ein Gebrauchsstoff ist. Es spricht dafür das Kleinerwerden und Gelöstwerden der Nukleolen in lebenden Kernen während des Absterbens der Blätter der Monokotyledonen, die Abnahme der Größe der Nukleolen bei Verdunkelung der Blätter der Monokotyledonen, die relativ frühe Lösung der Nukleolen in dem Endosperm, bis zu einem gewissen Grade auch das Gelöstwerden der Nukleolen in den lebenden Kernen der Wurzelhaubenzellen.

Ferner spricht auch das Verschwinden der Nukleolen aus den männlichen Geschlechtszellen für die Gebrauchsstoffnatur der Nukleolen, da diese Zellen ganz allgemein sich von allen Reservestoffanten zu befreien pflegen.

Auch zeigt die Tatsache, daß die männlichen Geschlechtszellen ohne den Nukleolus leben, daß der Nukleolus zum Leben des Kernes nicht nötig ist. Das geht auch aus der Beobachtung von Andrews hervor, der die Kerne, aus denen der Nukleolus ausgeschleudert war, weiter leben sah.

Es ist zuerst zu betonen, daß die Substanz der Nukleolen nicht zum Betrieb einer bestimmten Zellart, z. B. der Siebröhren, bestimmt ist, vielmehr zeigt ihr gleichmäßiges Vorkommen in allen Zellarten wohl an, daß sie ein Reservestoff ist, der ganz allgemein

für jeden lebenden Protoplasten nötig ist. Daß die männlichen Geschlechtszellen in ihrem kurzen Leben ohne Nukleolus auskommen, sagt dagegen nichts aus, da ja das Kernkörperchenei weiß auch im Zytoplasma oder Kern in geringen Mengen gelöst sein könnte. Übrigens haben die männlichen Geschlechtszellen ihr Wachstum völlig abgeschlossen.

Wenn es sicher ist, daß die Nukleolen Ante eines Reservestoffes sind, so kann noch die Frage nach Spezialleistungen dieser Gebilde in der Zelle gestellt werden. Man kann geneigt sein, an Spezialleistungen zu denken, die in Beziehung zum Zellkern stehen, weil normalerweise jeder Zellkern Nukleolen enthält. Dieses allgemeine Vorkommen könnte jedoch auch darauf beruhen, daß der Kern allein entweder das Kernkörpercheneiweiß vollständig aufzubauen oder es allein zu verdichten vermöchte. Es brauchte dann die Verwendung des Kernkörpercheneiweißes ebenso wenig im Kern stattzufinden wie die Verwendung eines Stärkekorns im Chromatophor.

Vorzüglich hat man, da man den Nukleolus oft während der Kernteilung verschwinden sah und mehrfach fand, daß die Färbbarkeit mancher Kernbestandteile zunahm, während gleichzeitig die Färbbarkeit der zugehörigen Nukleolen abnahm (Strasburger 1906) oder, daß sich die Chromosomen bei gewissen Färbeverfahren ähnlich wie die Nukleolen färbten (Andrews 1901), angenommen, die Nukleolen dienten als Nährstoff oder Bildungsstoff bei dem Kernteilungsprozeß. So haben z. B. Strasburger (1884), Andrews (1901), Gardner (1901) gemeint, die gelöste Substanz der Nukleolen würde zum Aufbau der Chromosomen verbraucht[1]). Daß sie zum Aufbau der Spindelfasern dienten, haben z. B. Strasburger (1895, 1897, 1906, 1907, S. 75), Swingle (1897) und Fairchild (1897) angenommen.

Da das Schwinden der Nukleolen oft erst nach dem Schluß der Tochterkerne stattfindet, so kann man aus dem Zusammenfallen des Verschwindens der Nukleolen mit der Ausbildung der Chromosomen oder der Ausbildung der Spindelfasern nicht sicher auf die Art der Verwendung des Kernkörpercheneiweißes schließen. Ebensowenig kann der erwähnte Wechsel der Färbbarkeit etwas lehren, da dieser Wechsel ganz andere Ursachen haben kann als Einwanderung und Auswanderung von Kernkörpercheneiweiß. Da es keine Färbemethode gibt, welche als Reagens auf Kernkörperchenei weiß dienen kann, so ist auch das letztgenannte Moment nicht beweisend.

Daß manche Autoren eine morphologische Beteiligung der Substanz der Nukleolen an dem Aufbau der Chromosomen aus ihren gefärbten Präparaten herausgelesen haben, haben wir schon früher (S. 190) an dem Beispiel von Spirogyra kennen gelernt und haben auch diese auf unrichtiger Deutung der Bilder beruhenden Angaben zurückgewiesen. Ich verweise dazu noch auf die Zusammenstellung der Angaben über die Conjugaten bei

[1]) 1917 ist noch eine Arbeit von Schürhoff erschienen, auf welche ich nur aufmerksam machen kann. Schürhoff kommt auch zu dem Schluß, „daß das Kernkörperchen ein Reservebestandteil für den Chromatinvorrat des Kerns darstellt".

Kauffmann (1912, S. 732), der übrigens selber für Cylindrocystis (S. 734) keine morphologische Herausgestaltung der Chromosomen aus dem Nukleolus feststellen konnte.

Auch die Deutungen von Georgevitch (1908), nach denen sich bei Allium und Lupinus die Nukleolen an der Bildung von Chromosomen beteiligen sollen, sind unrichtig.

Lundegardh (1913, S. 29) sah nichts Derartiges bei seinen Objekten. Er sagt: „Genetische Beziehungen zwischen Chromatin und Nukleolus sind in den von mir untersuchten Objekten nicht vorhanden. Dagegen werden sie leicht unter dem Einfluß von Fixierungsmitteln verklebt". Schustow (1913) zeigt auch sehr hübsch für höhere Pflanzen, wie eine Abhängigkeit der Chromosomen von den Nukleolen durch die Färbungsmethoden vorgetäuscht werden kann.

Es ist also nicht zu beweisen, daß der Nukleolus eine besondere Bedeutung als Nährstoff für den Teilungsprozeß hat. Er könnte bei dem Umordnungsprozeß der Kernteilung stören und deshalb durch Lösung oder Ausstoßung aus dem Kern entfernt werden, ohne als Baumaterial oder sonstwie in den Kernteilungsprozeß einzugreifen.

Wir können nur sagen, daß das Kernkörpercheneiweiß ein Reservestoff ist und können vermuten, daß es in irgendeiner Weise zum Aufbau des ganzen Protoplasten oder eines Teiles desselben dient, ähnlich wie wir das von anderen Nukleoproteiden auch aussagen können. Dafür, daß die Substanz des Nukleolus beim Wachstum des Protoplasten verbraucht wird, spricht vielleicht die Beobachtung von Rosen (1894, S. 239), daß die Nukleolen in der Region des Epiblems, in welcher die Teilung stattfindet, größer sind als da, wo die Zellen fertig ausgebildet sind.

Auch Kiehn (1917) fand, daß das Gesamtvolumen der Nukleolen in den jugendlichen Zellen, welche sich zuletzt in einem Teilungsgewebe teilten, größer war als in den daraus hervorgegangenen ausgewachsenen Zellen. So verringerte sich in den fertigen Epiblemzellen das Gesamtvolumen der Nukleolen von 50 μ^3 auf 35. Im Peridromparenchym von 42 auf 32 μ^3. Auch waren in den jungen Mesophyllzellen junger Kronenblätter die Nukleolen 35 μ^3, in den ausgewachsenen Zellen nur 25 μ^3 groß.

Auch eine Angabe von Strasburger kann für den Verbrauch der Nukleolarsubstanz für das Wachstum der Protoplasten gedeutet werden. Strasburger (1888) sagt: „Ist die Endospermbildung eingeleitet, so läßt sich alsbald, vermutlich in etwas älteren Teilen des erzeugten Gewebes, wo die Zellteilung seit längerer Zeit anhält, eine Abnahme der Nukleolarsubstanz in den Zellkernen mit Bestimmtheit feststellen".

Strasburger meint, es spräche das dafür, daß sich die Nukleolen an der Bildung der Membran beteiligten, eine Annahme, die aus chemischen Gründen zurückzuweisen ist.

Kiehn (1917) hat die Abnahme der Größe der Nukleolen in dem sich entwickelnden Endosperm von Galtonia candicans messend verfolgt. Er fand folgende Zahlen: Junger vielkerniger Protoplast 52 μ^3. — Vielkerniger Protoplast des Wandbelages unmittelbar

vor Bildung der Zellwände 101 μ^3, Wandbelag unmittelbar nach Bildung der Zellwände 75 μ^3. — Kurz vor Beendigung der Zellteilung im Endospermgewebe 65 μ^3. — Im Endosperm des fertigen, ruhenden Samens 56 μ^3. Es zeigt sich also, daß vor Beginn des energischen Gesamtwachstums des Endospermgewebes die Masse des Kernkörpercheneiweißes in den Einzelzellen am größten ist; wenn der Verbrauch an Kernkörpercheneiweiß dann stark ist, werden die Nukleolen immer kleiner, um in den ruhenden Endospermzellen ein wenig größer zu bleiben als das Durchschnittsvolumen der Nukleolen in den Parenchymzellen.

Wir dürfen auch nicht vergessen, daß die Nukleoproteide der Nukleolen ebenso wie andere Eiweißkörper bei Mangel an Kohlehydraten und Fetten in der Zelle veratmet werden und zu noch ganz unbekannten Leistungen dienen könnten.

Zuletzt sei noch auf die Beziehung zwischen dem Auftreten von Eiweißkristallen und Kernkörperchen in den Kernen hingewiesen, welche darauf hindeutet, daß beide Gebilde ähnliche Bedeutung für die Zelle haben.

Die Mesophyllzellen der Perianthblätter von Galtonia candicans enthalten in der Jugend Nukleolen von relativ großem und Eiweißkristalle von relativ kleinem Volumen, während zur Blütezeit die Sache sich umkehrt.

In dem Siebteilparenchym des Keimblattes der Wurzel und der Laubblätter findet man Kerne, in denen große Eiweißkristalle vorkommen. Solche Zellen enthalten immer kleinere Nukleolen als solche Kerne der gleichen Gewebe, welche keine Eiweißkristalle enthalten. Die Nukleolen können in solchen Kernen sogar ganz fehlen. Beim Absterben der Organe lösen sich übrigens die Eiweißkristalle vor den Nukleolen.

β) Einiges über die Nukleolen der Kerne von Allium cepa.

Zur Untersuchung wurden meist die Zellen der oberseitigen Epidermis der Zwiebelschuppen in den abgezogenen Häutchen benutzt, seltener Zellen der Wurzelspitze.

Legt man die Häutchen in Wasser und beobachtet sofort die Kerne, so erscheinen sie feinkörnig getrübt, und die Nukleolen sind wenig gut sichtbar. Nach einiger Zeit werden aber Kerne von noch Plasmabewegung zeigenden Zellen glasklar, mit meist deutlich doppelt konturierter Peripherie, und nun treten die Nukleolen sehr deutlich hervor. Noch deutlicher treten die Nukleolen in homogen gewordenen Kernen hervor, die man mit Jodjodkalium behandelt hat. Man findet dann in den Kernen der Epidermis der Häutchen 1—3 große und nicht selten auch einige sehr kleine Nukleolen. Letztere scheinen nach den mikrochemischen Reaktionen aus derselben Substanz zu bestehen wie die großen. Wir meinen jedoch, wenn wir weiter über die Nukleolen berichten, nur die großen Nukleolen.

In der Epidermis der Häutchen haben die meist rundlichen, selten ganz wenig gestreckten Nukleolen folgenden Durchmesser: Minimum 3 μ, Mittel 4,1 μ, Maximum 6 μ. In den

ruhenden Kernen der Wurzelspitzen, die mit Sublimat-Eisessig fixiert, mit Alkohol gehärtet und mit Säurefuchsin-Anilin gefärbt worden waren (wobei sich der Durchmesser der Nukleolen um ungefähr 15 % verringerte), fanden sich die Durchmesser: Minimum 2,5 μ, Mittel 3,5 μ, Maximum 4,5 μ. Außer den rundlichen Nukleolen der isodiametrischen Zellen fanden sich in längsgestreckten Zellen des gleichen Materials auch gestreckte von folgenden Durchmessern: Länge Minimum 4,5 μ, Mittel 7,7 μ, Maximum 11 μ; Breite Minimum 1 μ, Mittel 2,6 μ, Maximum 4 μ.

In sich teilenden Zellen waren die Nukleolen oft unregelmäßig geformt und dabei relativ groß. Der größere Durchmesser betrug im Mittel 7,7 μ, der kleinere Durchmesser der unregelmäßig gestalteten Nukleolen (rechtwinkelig zum großen) im Mittel 4,4 μ.

Die Nukleolen besitzen ein Lichtbrechungsvermögen, welches geringer ist als das der Fettropfen und größer als das des Zytoplasmas. Solange der Kern der lebenden Zelle schwach und zart körnig erscheint, ist dessen Substanz nur etwas weniger lichtbrechend als die des Nukleolus; wird der Kern in den in Wasser liegenden Zellen homogen, so erscheint der Nukleolus stärker lichtbrechend als die Substanz des Kernes. Wird der Kern beim Absterben grobkörnig, so sind die Nukleolen nicht stärker lichtbrechend als die groben Körner.

Die Nukleolen erscheinen niemals glasartig durchsichtig, sondern stets matt, trübe, wie man es von einer amikroskopisch strukturierten Tröpfchengallerte erwarten würde. Die Masse der Nukleolen ist allermeist nicht homogen, sondern es finden sich in ihnen nicht scharf von der dichteren Masse abgesetzte und nicht kugelförmige, sondern etwas unregelmäßig begrenzte, nicht gleichartig lichtbrechende, schwächer als die Grundmasse der Nukleolen lichtbrechende Stellen, die wir als Höhlchen bezeichnen wollen. Man wird sie wohl richtig beurteilen, wenn man sie als weniger dichte, mit Flüssigkeit gefüllte Stellen der Tröpfchengallerte auffaßt.

In mit Sublimateisessig fixierten und mit Säurefuchsin gefärbten Präparaten erscheinen die Höhlungen meist viel schärfer begrenzt und sind dann anscheinend mit homogener Flüssigkeit erfüllt. In mit Flemming-Lösung fixierten Präparaten, die mit Säurefuchsin gefärbt sind, findet man nicht selten an Stelle der Höhlchen mit Gas erfüllte Räume, die bei hoher Einstellung fast schwarz erscheinen. Es ist anzunehmen, daß bei der Alkoholbehandlung der Alkohol das Wasser aus den Höhlungen herausnahm ohne in diese einzudringen, und daß später auch Xylol usw. nicht eindrangen.

Verhalten der Nukleolen von Allium gegen mikrochemische Reagentien.

Wasser. Aus den Kernen ausgeschwemmte Nukleolen lebender Häutchen verquellen nicht merklich. Die Nukleolen lebend in Chloroformwasser eingelegter Häutchen sind nach 24 Stunden nicht gelöst.

Osmiumsäure, 0,4proz. Setzt man zu einem im Wasser liegenden Häutchen die Osmiumsäure seitlich hinzu, so werden die Nukleolen etwas undeutlicher, dabei aber nur äußerst wenig kontrahiert. Setzt man nach 5 Minuten 2proz. Kalilauge hinzu, verändern sich große und kleine Nukleolen erst nach 10 Minuten, wo auch bald Lösung aller Nukleolen eintritt.

Nach 2tägiger Einwirkung der Osmiumsäure waren die Nukleolen in den homogen gebliebenen Kernen sehr deutlich, dabei oft etwas grauer gefärbt als die Grundmasse. In 2proz. Kalilauge werden die Nukleolen zuerst deutlicher, dann löst sich der ganze Kern mit den Nukleolen auf, um auch nach Zusatz von Alkohol zu dem Präparat nicht wieder zu erscheinen.

In 10 Tage mit Osmiumsäure behandeltem Material treten nach Zusatz von 2proz. Kalilauge die Nukleolen sehr scharf hervor. Nach 25 Minuten sind Kern und Nukleolus gequollen und verblaßt, nach 24 Stunden ist alles gelöst.

Osmiumsäure macht also weder die Chromatinkörner noch die Nukleolen in Kalilauge unlöslich.

Absoluter Alkohol. In absolutem Alkohol schrumpfen die Nukleolen um 33 Proz. ihres Durchmessers und werden dementsprechend stärker lichtbrechend. Da das Schrumpfen sehr schnell vor sich geht, ist an ein Herauslösen von Substanz nicht zu denken. Die Oberfläche der Nukleolen wird dabei rauh, der Kern stark körnig.

Behandelt man Kerne, welche 2 Wochen in absolutem Alkohol lagen, mit 2proz. Kalilauge, so treten nach und nach die Nukleolen stärker hervor, sind aber nach 3 Stunden ebensowenig gelöst wie Körnelung des Kernes.

Koagulation in Wasser von 100 Grad. Die Kerne der in kochendem Wasser auf dem Objektträger erhitzten Häutchen sind oft homogen, wie zusammengeschmolzen, oft grobkörnig mit deutlichen Nukleolen. Manchmal liegen die Nukleolen im hellen Hof. Ihre Hohlräume treten oft deutlich hervor. Nach seitlichem Zusatz von 2proz. Kalilauge quellen die Kerne bald und werden dabei durchsichtiger, ebenso quellen die Nukleolen und zeigen die Hohlräume deutlich. Nach 20 Minuten sind Kern und Nukleolen stark gequollen. Nach 24 Stunden erscheinen die Kerne in den mit Kalilauge unter Deckglas durch Harzrand eingeschlossenen Präparaten abgerundet, körnig; die Nukleolen sind meist zu Hohlkugeln geworden. Die koagulierten Nukleolen lösen sich also in der Kalilauge nicht.

Pikrinsäure, gesättigte, wässerige Lösung. Nachdem die Häutchen eine Stunde in der Lösung gelegen hatten, wurden sie schnell mit Wasser abgewaschen und beobachtet. Die Nukleolen erschienen schwach gelb, nicht wesentlich dunkler als die Körnchen des Kernes. Die Höhlchen in den Nukleolen waren mehr oder weniger unregelmäßig gestaltet und nicht immer scharf konturiert.

Jodjodkalium. Legt man die Häutchen in das Reagens unter Deckglas, so werden die Kerne entweder homogen oder feinkörnig. Die Nukleolen, auch die kleinen, treten deutlich hervor. Alles ist gelbbraun gefärbt. Läßt man zu dem unter Deckglas im Wasser liegenden Häutchen Jodjodkalium hinzutreten, so färben sich wohl die Nukleolen zuerst gelblich.

Salpetersäure, 33proz. Legt man die Häutchen direkt in die Salpetersäure, so werden die Kerne stärker lichtbrechend, körnig, gelblich. Die Nukleolen sind nicht zu sehen. Setzt man die Salpetersäure zu dem im Wasser liegenden Objekt hinzu, so werden die Kerne langsam dichter und homogener, und die Nukleolen werden nach und nach unsichtbar.

Fügt man zu im Wasser unter Deckglas liegendem Alkoholmaterial der Häutchen Salpetersäure hinzu, so färbt sich zuerst der Nukleolus deutlich gelb, dann der Kern schwächer gelb.

Salzsäure, 0,1—0,3proz. Häutchen, die 20 Minuten in Jodjodkalium gelegen hatten und dann 1 Tag in Wasser gewaschen worden waren, wurden in 0,3 proz. Salzsäure gelegt. Nach 30 Minuten war ein Kern um 22 Proz. seines Durchmessers geschrumpft und die Nukleolen waren unsichtbar geworden, wohl aber nicht gelöst, da keine Höhlung im Kern auftrat. In 0,2proz. Salzsäure war die Schrumpfung des Kernes (bis auf 18 Proz.) erst nach $^3/_4$ Stunden beendet und der Nukleolus war erst nach $^3/_4$ Stunden völlig unsichtbar geworden. In 0,1proz. Salzsäure dauerten Schrumpfung bis zu 17 Proz. und Unsichtbarwerden des Nukleolus 90 Minuten.

Salzsäure, 25proz. Zu in Wasser liegenden, homogen gewordenen Kernen der Zwiebelhäute wurde 25proz. Salzsäure hinzugefügt. Der Durchmesser des Kernes verringerte sich sofort um 50 Proz. Der Kern wurde stark körnig, nach 1—2 Stunden etwas homogener. Der Durchmesser des Nukleolus vergrößerte sich um etwa ein Drittel, als die Salzsäure zugesetzt wurde, und der Nukleolus wurde dann immer schwerer erkennbar, bis er nach 1½stündiger Einwirkung des Reagens nicht mehr zu sehen war; er trat auch nach Zusatz von Jodjodkalium zum ausgewaschenen Prä-

parat nicht wieder hervor. Ob Lösung erfolgt war, konnte nicht mit Sicherheit entschieden werden.

Salpetersäure, 1,5 Proz. NO_3H enthaltend. In den in Wasser liegenden Häutchen werden die Kerne nach Zusatz von Salpetersäure stark körnig und gelblich, die Nukleolen treten deutlich hervor und zeigen deutlich die Höhlchen. Der Kern verkleinert seinen Durchmesser bald (der Flächeninhalt verkleinert sich um $^1/_4$ bis $^1/_3$). Die Nukleolen quellen (der Flächeninhalt wird um das Doppelte vergrößert), verschwinden dabei, um nach einiger Zeit wieder etwas deutlicher hervorzutreten. Die Allinante verändern sich auch nach 3—4 Stunden nicht. Nach 24stündiger Einwirkung der Salpetersäure sind Kerne und Nukleolen noch gut erhalten.

Wird nach kurzer Einwirkung der Salpetersäure 2proz. Kalilauge zum Präparat hinzugefügt, so wird innerhalb einer Minute zuerst der Kern, dann einige Sekunden später der Nukleolus gelöst. Die Allinante verändern sich erst nach 20—30 Minuten und scheinen dann auch gelöst zu werden. Wird das Präparat mit Harzrand versehen und 24 Stunden liegen gelassen, so werden die Kerne, Nukleolen und Allinante nicht wieder sichtbar. Wurde zu dem 24 Stunden mit Salpetersäure behandelten Material 2proz. Kalilauge hinzugefügt, so wurden die Kerne und die Nukleolen erst nach 40 Minuten unsichtbar, während die Allinante nach dieser Zeit gut erhalten waren.

Millon's Reagens. Werden die Häutchen direkt in das Reagens gelegt, so werden die Kerne sofort stark körnig, doch treten die Nukleolen, auch die kleinen Nukleolen, deutlich hervor, Die Nukleolen sind ein wenig stärker gefärbt als die Chromatinkörner, und ihre Höhlungen sind deutlich zu erkennen. In den Eiweißkörpern der Nukleolen ist also eine Tyrosingruppe enthalten.

Kalilauge, 2proz. Wurde das Reagens den im Wasser unter Deckglas liegenden lebenden Häutchen zugesetzt, so blieb der Kern, als die Plasmaströmungen erloschen waren, noch einige Minuten unverändert, dann wurden zuerst die Nukleolen homogen und quollen sehr stark. Schließlich verschwanden Kerne und Nukleolen und erschienen auch nach Zusatz von Jodjodkalium bis zur Gelbfärbung nicht wieder. Die Kerne werden auch nicht wieder sichtbar, wenn man ein Häutchen mit Kalilauge unter Deckglas bringt und mit Harzkitt abschließt und 24 Stunden liegen läßt. Die Kerne und die Nukleolen werden also durch die Kalilauge völlig gelöst.

Zu beachten ist, daß, wie wir gesehen haben, Osmiumsäure die Nukleolen nicht unlöslich in Kalilauge macht, dagegen werden die Nukleolen durch längeres Liegen in Alkohol, ebenso durch Koagulation bei 100 Grad in der Kalilauge unlöslich.

Sodalösung, 10proz. Bei Zusatz der Sodalösung zu dem lebenden Häutchen quillt der anfangs körnige Kern unter Homogenwerden bis zum doppelten Durchmesser heran, dabei quillt auch der Nukleolus zuerst schnell bis um $^1/_3$ Zunahme des Durchmessers, dann noch weiter, unter fortgesetzter Abnahme der Lichtbrechung und bis zum Verschwinden. Kern und Nukleolus werden zuletzt völlig gelöst und lassen sich weder durch Alkohol-, noch durch Jodjodkaliumzusatz sichtbar machen.

Schwefelammonium. Die Kerne des lebenden Materials werden zuerst homogen, dann körnig, dabei treten die Nukleolen und deren Höhlungen gut hervor. Die Nukleolen bleiben ungefärbt.

Aldehydreaktion. In der Schwefelsäure erscheinen die Kerne des vorher mit Vanillinalkohol behandelten Materials fast homogen, auch nach einer Stunde sind die Nukleolen in den etwas inhomogener gewordenen Kernen nicht zu erkennen. Weder Kern noch Nukleolen färben sich. Es ist also keine Skatolgruppe im Nukleolus vorhanden.

Trypsin. Das Trypsin wirkte stets bei Zimmertemperatur (ungefähr 20 Grad) auf die Häutchen ein.

Als lebendes Material mit Trypsin unter Deckglas gebracht wurde, blieb es lange am Leben, dabei blieben Kern und Nukleolen intakt. Nach 7 Stunden zeigten die Protoplasten, als seitlich Wasser zum Präparat zugefügt worden war, noch lebhafte Zytoplasmabewegung. Als das Präparat mit Harzkitt abgeschlossen und weitere 8 Stunden liegen gelassen worden war, waren Kern und Nukleolus gelöst.

Alkoholmaterial. 24 Stunden lang in Alkohol absolutus gelegenes Material. Unter geringem Quellen des Kernes tritt die Lösung von Kern und Nukleolus inner-

halb 10 Minuten ein. Der Nukleolus bleibt etwas länger sichtbar als der Kern. — Häutchen, welche einen Monat in absolutem Alkohol gelegen hatten, zeigten die Kerne widerstandsfähiger gegen Trypsin. Nach einer Stunde war der Kern durchsichtig geworden, und die Nukleolen traten scharf hervor. Nach 2 Stunden war der Kern nicht mehr zu erkennen, der Nukleolus war sehr schwach lichtbrechend geworden, ohne daß seine Größe wesentlich verändert war. Die Höhlungen waren erhalten. Nach $3^1/_2$ Stunden war nur noch ein Schatten des in seiner Größe nicht wesentlich veränderten Nukleolus vorhanden. Nach $5^1/_2$ Stunden hatte die Lichtbrechung des Nukleolus noch weiter abgenommen und nach 17 Stunden war der Nukleolus völlig gelöst.

Material, welches 4 Stunden in Jodjodkalium gelegen hatte, und 24 Stunden in Wasser ausgewaschen worden war. Die Nukleolen waren in den Kernen schön zu sehen. Nach Einlegen in Trypsin ist nach einer Stunde ein Nukleolus um $^1/_4$ seines Durchmessers gequollen. Nach 3 Stunden ist die Größe des Kernes um $^1/_3$ des Durchmessers gewachsen, während der Nukleolus nicht größer, wohl aber weniger lichtbrechend geworden ist. Seine Höhlungen scheinen sich vermehrt zu haben. Nach 5 Stunden ist der nicht weiter gequollene Nukleolus nur noch schattenhaft zart zu sehen, nach weiteren 5 Minuten ist derselbe verschwunden. Der Nukleolus wird also nach anfänglich eingetretener Quellung nur noch ausgelaugt, jedenfalls in nicht auffallender Weise von außen angegriffen.

Material, welches mit Formol behandelt worden war. Häutchen, welche 0,5 bis 2 Stunden in 4proz. Formollösung gelegen hatten, wurden ungefähr 24 Stunden mit Wasser gewaschen. Bei Behandlung des Materials mit Trypsin unter dem Deckglas, trat selbst nach 5 Tagen keine Lösung oder Quellung des Kerns und des Nukleolus ein. Wurde 1,5 Stunden mit Formol fixiertes Material mehrere Tage mit 70proz. Alkohol behandelt und wurde dann Trypsin einwirken gelassen, so wurden der Kern und der Nukleolus innerhalb 10—15 Stunden gelöst. Der zuerst körnige Kern wurde bald homogen und quoll, während der Nukleolus bis zur Lösung ungefähr denselben Durchmesser behielt.

Material, welches $^1/_4$—$^1/_2$ Stunde in gesättigter wässeriger Pikrinsäure gelegen hatte, dann 24 Stunden in 70proz. Alkohol gewaschen worden war. Der körnige Kern wurde nach 1—3 Stunden fast homogen und sein Durchmesser wuchs um das Doppelte, während der Nukleolus kaum verändert erschien. Weiter verblaßte der Kern noch mehr und die Nukleolen wurden kleiner, schließlich auch schwächer lichtbrechend. Nach 5—6 Stunden waren Kern und Nukleolus gelöst.

Die Häutchen wurden 24 Stunden mit Benda-Fixage, dann 24 Stunden in Wasser gewaschen. Selbst nach 10 Tagen war keine Lösung von Kern und Nukleolus durch das Trypsin eingetreten.

Osmiumsäure. Es wurde 24 Stunden in 1proz. Osmiumsäure fixiert und 24 Stunden in fließendem Wasser gewaschen. Trypsin veränderte die Kerne und die Nukleolen innerhalb 5 Tagen nicht.

Pepsin. Die Verfolgung eines bestimmten Nukleolus unter dem Mikroskop ist deshalb anfänglich unmöglich, weil die Nukleolen bei Zusatz von Pepsin zu lebendem Material oder Alkoholmaterial oder zu mit Jodjodkalium fixierten Material sehr schnell unsichtbar werden. Selbst homogene Kerne werden bei kurzem Liegen in der Pepsinlösung plötzlich körnig und wahrscheinlich wird dadurch der Nukleolus verdeckt, der übrigens zugleich ein wenig quillt, während der Kern um ungefähr 20 Proz. des Durchmessers schrumpft.

Wird ein Kern bei 40 Grad mit Pepsin behandelt, so treten in manchen Kernen die Nukleolen nach einiger Zeit wieder hervor und können dann weiter verfolgt werden. Als Alkoholmaterial bei 40 Grad mit Pepsin behandelt wurde, zeigte es sich, daß der Durchmesser des Kernes nach 2 Tagen um die Hälfte abgenommen hatte, ebenso der des Nukleolus. Nach weiteren 3 Tagen war der Durchmesser des Kerns wieder 10 Proz. kleiner geworden, als der zuletzt beobachtete. In den nächsten 8 Tagen verkleinerte sich der fast homogene Kernrest kaum, wurde aber zarter, ebenso wie der Rest des Nukleolus, der nach 8 Tagen auch verschwunden war. Nach weiteren paar Tagen war alles gelöst.

Im Anschluß an die Untersuchung der Nukleolen von Allium habe ich auch die Kerne der Wurzel von Phajus untersucht. Wie schon Zacharias (1882, S. 600) angibt, enthalten diese Kerne kugelige Chromatinmassen neben 1—2 Nukleolen. Setzt man Pepsin zu den in Wasser liegenden Schnitten, so werden die Kerne, auch

wenn sie homogen geworden waren, inhomogen, die Nukleolen quellen und werden in dem grobkörnigen Kern so schwer sichtbar, daß man sie nicht sicher weiter verfolgen kann.

Als ich die Schnitte 24 Stunden bei 40 Grad in einem Schälchen mit Pepsin behandelt hatte, waren sie ganz grob vakuolig geworden. Die Vakuolen waren zahlreich und rund, mit glatter Wand. In einzelnen Kernen konnte man einen stärker lichtbrechenden Körper erkennen, der ein verkleinerter Nukleolus sein konnte.

Nach Zusatz 10proz. Sodalösung verhielt sich ein solcher Körper und der Kern folgendermaßen: Nach 5 Minuten klärte sich das Bild des vakuoligen Kernrestes und der Nukleolus quoll plötzlich um ungefähr 100 Proz. des Durchmessers, auch der Kern quoll weiter und zwar nach weiteren 5 Minuten stärker verblaßt als die Quellung verlangte. Nach 15 Minuten waren vom Kern nur noch einige körnige Restchen vorhanden, das übrige war gelöst und auch von Nukleolus, der noch etwas weiter gequollen war, war nur noch ein Schatten vorhanden, der ohne weitere Quellung des Nukleolus nach 5 Minuten weiterer Wirkung des Reagens gelöst war.

Es löst sich also in der Sodalösung der ganze Kernrest und der Nukleolusrest nach 24stündiger Pepsineinwirkung.

Die Kernreste und Nukleolusreste färbten sich bei Zusatz von Methylenblau (1 + 10) schnell und relativ dunkel. Nach Zusatz von 1proz. Schwefelsäure entfärbten sich der Kern und der Nukleolus nicht, beide wurden eher dunkler. Der Nukleolusrest war am tiefsten blau gefärbt, die Wandungen der runden Höhlungen des Kernes traten scharf blau gefärbt hervor, doch war die ganze Substanz des Kernrestes blau gefärbt.

Verhalten der Nukleolen von Allium gegen Farbstoffe.

Methylenblau 1 + 10. Lebende Häutchen wurden auf die Oberfläche der in einem Schälchen befindlichen Lösung gelegt. Es färbten sich zuerst die Membranen, dann der Kern und der Nukleolus blau, letzterer nicht besonders stark. Nach Zusatz von 1proz. Schwefelsäure zu dem Präparat wurde alles entfärbt.

Der Nukleolus reagiert also anders als die Volutinante.

Ponceau 6 R (1 g Eisessig, 100 g Wasser, 1 g Ponceau). Ein lebendes Häutchen wurde unter Deckglas in die Lösung gebracht. Nach längerem Liegen ist keine stärkere Färbung des Nukleolus zu beobachten. Kern und Nukleolus sind dabei gleich gefärbt.

Alkoholmaterial, welches 24 Stunden in Ponceaulösung gelegen hatte und schnell mit Alkohol gewaschen worden war, zeigte Kern und Nukleolus annähernd gleich gefärbt.

Im Gegensatz zu den Eiweißkristallen nehmen also die Nukleolen den Farbstoff nur in geringer Menge auf. Es entspricht das der Tatsache, daß die Nukleolen aus einer Eiweißgallerte bestehen.

Verhalten der fixierten Kerne und Nukleolen, welche durch einen Farbstoff gefärbt worden sind, gegen Differenzierungsflüssigkeiten.

Eisenalaun-Hämatoxylin. Schnitte durch Wurzelspitzen, welche nach Benda (ohne Essigsäure) fixiert worden waren und welche dann 2 Tage in Eisenalaun und 2 Tage in Hämatoxylinlösung gelegen hatten (siehe Arthur Meyer 1915, S. 200), wurden in Eisenalaun differenziert. Nach 3 Stunden ist die Entfärbung der Zelle meist vollständig. Die verschiedenen Gebilde wurden in der Reihenfolge Zytoplasma, Allinante, Leukoplasten, ruhender Kern, Chromosomen, Nukleolen, entfärbt. Im allgemeinen halten also die Nukleolen den Farbstoff am längsten fest.

Säurefuchsin. Wurzelspitzen wurden in Sublimateisessig (10 g Quecksilberchlorid, 3 ccm Essigsäure, 300 ccm Wasser) 4 Tage liegen gelassen, in durch Jodjodkalium schwach braun gefärbtem 70proz. Alkohol, zuletzt in 70proz. Alkohol bis zur Entfärbung gewaschen. Gefärbt wurde 12 Stunden in der Küvette in einer Lösung von 10 g Säurefuchsin von Grübler + 3 ccm Anilinöl + 100 ccm Wasser. Zur Differenzierung diente ein Gemisch von 1 Vol. gesättigter wässeriger Pikrinsäurelösung + 2 Volumen Wasser.

Differenziert wurde 2 bis 3 Stunden, dann waren die Chromatinkörner des Kernes rot, die großen und kleinen Nukleolen violett gefärbt. Bei der Differenzierung entfärbte sich zuerst das Zytoplasma, dann der ruhende Kern (+ Chromatin), zuletzt die Nukleolen.

Wesentlich ist anscheinend der Zusatz von Anilin für die Violettfärbung. Vom Quecksilber ist sie nicht abhängig, da die Violettfärbung auch nach Fixierung mit Flemming-Fixage eintritt. Die Nukleolen von Galtonia candicans färben sich weniger deutlich violett, während sich die Eiweißkristalle von Galtonia sehr schön violett färben, so daß die Natur des Eiweißkörpers anscheinend von Bedeutung für den Eintritt der Violettfärbung ist. (Die Methode ist unter meiner Leitung von Herrn Kiehn durchgearbeitet worden).

Methylviolett. Mit Sublimateisessig fixierte und in der oben angegebenen Art gewaschene Wurzelspitzen. Die Schnitte wurden in einer Lösung von 0,2 g Gentianaviolett (Grübler) in 100 ccm Wasser gefärbt. Aufnahme des Farbstoffes: Nach 0,25 Minuten ist alles blau gefärbt. Am hellsten ist das Zytoplasma und die Grundmasse des Kernes, dann folgen die Nukleolen, schließlich die am intensivsten blau gefärbten Chromatinkörner des Kernes. Nach 1 Minute sind die Nukleolen blau und annähernd so intensiv gefärbt, wie die Chromosomen der sich teilenden Kerne.

Differenzierung der 0,5 Stunden gefärbten Schnitte mit Nelkenöl: In einigen Minuten blassen Chromatinkörner, Nukleolen und Chromosomen ziemlich gleichartig ab, auch nach 24 Stunden ist keine Differenz in der Intensität der Färbung der noch deutlich erkennbaren Gebilde zu finden.

Safranin. Mit Sublimateisessig fixiertes Material. Gefärbt wurde in einer Lösung von 2 g Safranin (spirituslöslich, Grübler) in 50 ccm 95proz. Alkohol + 50 ccm Wasser. Nach 15 Sekunden sind Zytoplasma und Kerngrundmasse hellrot, dunkelrot die Chromatinkörner und Nukleolen, nach 5 Minuten nur die Nukleolen noch dunkler geworden. Nach 14 Stunden ist alles intensiver gefärbt, die Nukleolen am kräftigsten. Es färben sich also die Nukleolen am langsamsten durch; sie nehmen aber am meisten Farbstoff auf.

Die Entfärbung in 95proz. Alkohol, dem auf 100 ccm 1—2 Tropfen Salzsäure zugesetzt worden sind, erfolgt in der Reihenfolge Zytoplasma, Kerngrundmasse, Chromatinmasse, Chromosomen, Nukleolen. Nach 3—6 Minuten treten die Nukleolen als am stärksten gefärbte Gebilde hervor.

Fuchsin. Mit Sublimateisessig fixiertes Material. Es verläuft alles wie bei der Safraninfärbung, nur tritt die Durchfärbung schneller ein, so daß schon nach 5—10 Minuten die Kerne so dunkel gefärbt sind, daß man Nukleolen und Chromosomen nicht mehr sehen kann. Dementsprechend verläuft auch die Herauslösung des Farbstoffes schneller. In wenigen Minuten ist schon mit reinem 95proz. Alkohol das starke Hervortreten der Nukleolen erreicht.

Fixiertes Material mit 2 hintereinander angewandten Farbstoffen gefärbt. Fixiert mit Flemming-Lösung, gefärbt mit Safranin, dann mit Methylviolett.

Nachdem die Schnitte des mit mittlerer Flemming-Lösung fixierten Materials durch Wasserstoffsuperoxyd gebleicht worden waren, wurden sie 3 Tage in der Küvette in der Safraninlösung gefärbt, dann schnell in zwei Küvetten mit 95proz. Alkohol getaucht. Bei der Färbung brauchen die Nukleolen die längste Zeit zur völligen Durchfärbung und die Durchfärbung der Gebilde findet in der umgekehrten Reihenfolge statt wie die gleich zu beschreibende Entfärbung. Die Differenzierung erfolgte auf dem Objektträger mit Säurealkohol. Nach 1 bis 2 Minuten sind die Nukleolen noch dunkelrot, die Chromosomen und die Chromatinkörner der ruhenden Kerne hellrot, das Zytoplasma und die Kerngrundmasse schwach rot. Bei längerer Differenzierung bleiben die Nukleolen am längsten dunkel, doch wird zuletzt alles gleichmäßig hellrot.

Die bis zur möglichsten Deutlichkeit der Nukleolen differenzierten Präparate wurden zuerst in 95proz. Alkohol, dann einige Minuten in Wasser abgespült und dann in der Küvette in der Methylviolettlösung 5—10 Minuten gefärbt. Nach dieser Zeit sind alle Teile der Zelle intensiv blau gefärbt. Die Präparate wurden auf dem Objektträger mit Nelkenöl bedeckt und es trat dann schon nach einigen Sekunden eine starke Verminderung der Blaufärbung des Zytoplasmas und der Kerngrundmasse ein, während die Chromosomen noch dunkelblau gefärbt blieben, und die Nukleolen sehr bald rot gefärbt hervortraten.

Fuchsin, danach Methylenblau (siehe Rosen 1892). Schnitte von mit Sublimateisessig fixiertem Material wurden einen Tag in einer Lösung von 1 g Fuchsin in 100 g Wasser gefärbt, hierauf einige Minuten mit Säurealkohol differenziert, dann kurze Zeit in eine wässerige Methylenblaulösung 2 : 1000 gestellt und mit absolutem Alkohol ausgewaschen.

Verlauf der Färbung ähnlich wie bei der Färbung mit Safranin und Methylviolett. Wie gesagt, wird das Fuchsin bei der Differenzierung leichter abgegeben als das Safranin. Auch das Methylviolett wird von Alkohol leichter herausgenommen als von Nelkenöl oder Alkohol. Bei zweckentsprechender Ausführung der Färbung sind also die Nukleolen rot, die übrigen Gebilde mehr oder weniger blau gefärbt.

Die Nukleolen halten also bei der Eisenalaun-Hämatoxylin-Färbung von allen Gebilden der Zelle die Farbe am längsten zurück, ebenso bei der Säurefuchsinmethode, der Safraninfärbung und der Fuchsinfärbung. Das rührt vielleicht wesentlich daher, daß die Nukleolen die dichtesten der Eiweiß enthaltenden Gebilde dieser Zellen sind, welche ebenso wie sie am langsamsten mit den Farbstoffen gesättigt werden, diese auch am langsamsten an die benutzten Differenzierungsmittel abgeben.

Ganz allgemein wird wohl von den Zellen das Säurefuchsin am festesten gehalten, dann folgt das Fuchsin, das Methylviolett und zuletzt steht das Methylenblau. Färben kann man die Nukleolen ebensogut mit dem sauren Säurefuchsin als mit dem basischen Fuchsin, wie das ja auch für die Chromosomen gilt.

Bemerkenswert ist, daß das verwendete Säurefuchsin die Nukleolen (aber auch Eiweißkristalle) violett färbt. Methylviolett und Methylenblau färben die Nukleolen anfangs etwas rötlich.

b) Die Nukleolen der Tiere.

α) Allgemeines über die Nukleolen der Tiere.

Es ist nicht meine Absicht, eine umfassende kritische Besprechung der in der zoologischen Literatur über die Nukleolen gemachten tatsächlichen Angaben und der über sie ausgesprochenen Meinungen zu geben. Ich will hauptsächlich nur im Anschluß an das über die Nukleolen der Pflanzen gesagte, dasjenige hervorheben, was die zoologische Literatur Neues an Tatsachen und Ansichten zu dem hinzu bringt, was wir für die pflanzlichen Nukleolen kennen gelernt haben.

Literatur.

Die Literatur über die Nukleolen findet man zusammengestellt und teilweise auch gut referiert in folgenden Arbeiten: Flemming (1882, S. 138); Montgomery (1898); Albrecht (1899); Häcker (1899); Heidenhain (1907); Jörgensen (1913, S. 83); L. Brüel (1914). Andere Literatur im Text.

Der Begriff Nukleolus. Aus der zoologischen Literatur läßt sich ersehen, daß auch im Kern der Tiere außer Eiweißkristallen und Nukleolen keine ergastischen Ante vorkommen, und daß neben ihnen von leicht färbbaren Dingen nur noch Bestandteile der Chromosomen im ruhenden Kern zu finden sind, welche als Chromatinmassen bezeichnet werden. Jedenfalls gilt das Gesagte für so ungemein viele Fälle, daß wir von jedem Autor, welcher außer diesen leicht färbbaren Dingen noch ein andersartiges leichtfärbbares Gebilde im Kern gefunden zu haben glaubt, verlangen müssen, daß er nicht bloß auf Grundlage der Betrachtung fixierter und gefärbter Präparate, sondern auch auf Grundlagen der mikrochemischen Untersuchung und der Beobachtung des lebenden Objektes den Beweis für seine Ansicht erbringt (Zentrosom?). Da das bisher nicht geschehen ist, so ist es für die zoologische Literatur bis zu einem gewissen Grade richtig, was v. Kemnitz (1913, S. 485) sagt: „denn es kann ohnedies keinem Zweifel unterliegen, daß die Bezeichnung „Nukleolus“ einen Sammelnamen für die heterogensten, physiologisch völlig verschiedenartigen Dinge darstellt“.

Wenn wir hier von Nukleolen reden, so meinen wir Gebilde, welche den Nukleolen von Allium cepa morphologisch, chemisch und biologisch gleichwertig sind. Es ist damit gesagt, daß sie im Kern erwachsen sind, daß sie rein ergastische Gebilde sind, daß sie sich bezüglich Entstehung und Lösung wie die Nukleolen von Allium verhalten, daß sie aus deren Substanz chemisch nahestehenden Eiweißkörpern aufgebaut sind, daß sie morphologisch in keiner Weise etwas mit den Chromosomen und ihren Vorstufen zu tun haben.

Manche von den Gebilden, welche als Nukleolen der tierischen Kerne bezeichnet worden sind, sind sicher nicht zu unseren Nukleolen zu rechnen, so z. B. sind die meisten zyanophylen Nukleolen von Auerbach (1890) Chromatinmassen des Kernnetzes.

Andere Nukleolen könnten sich vielleicht als Eiweißkristalle entpuppen, so z. B. die von Roth (1902) in seiner Fig. 1B auf Taf. 35 sechseckig gezeichneten Gebilde des Froscheies.

Für die allermeisten der neben „Chromatinmassen“ im Kern der Tiere gefundenen Gebilde wird man wohl ohne weiteres zugeben, daß sie zu unseren Nukleolen zu rechnen sind; Heidenhain stellt solche (1907, S. 177) zusammen, indem er sagt: „In folgendem handelt es sich zunächst um die echten Nukleolen der Somazellen, das sind die Kernkörperchen der alten Autoren (Schleiden, Schwann, Nägeli, Kölliker in den 40er Jahren usw.), die erythrophilen Nukleolen von Auerbach, Eunukleolen von Rosen, Nucléoles plasmatiques von Carnoy, Plasmosomen von Gaule, Ogata, Macallum u. a. Diese Nukleolen der Somazellen und die Keimflecken der Nukleolen der Eier sind sicherlich Dinge gleicher Art und gleichen Ranges.“

Manche ganz normale Nukleolen sind als etwas besonderes aufgefaßt worden und besonders benannt worden. Dazu gehören z. B. die Nukleolen von Actinosphaerium, welche R. Hertwig (1896) „chromatische Nukleolen“ oder „Chromatinkörper“ nannte und welche z. B. Heidenhain (1907, S. 177) als Beispiel für ein aus „wahrer chromatischer Substanz“ bestehendes Gebilde anführt, welches mit dem Nukleolus nichts zu tun hat, und Doflein (1909, S. 21) als Amphinukleolus bezeichnet. R. Hertwig (1896) hat die, seinen Schlüssen zugrunde gelegten Präparate hauptsächlich mit Pikrin-Essigsäure oder Chrom-Osmiumsäure fixiert und mit Eisenhämatoxylin gefärbt, welches Nukleolen und Chromosomen intensiv färbt. Aus solchen Präparaten konnte Hertwig leicht die unrichtige Auffassung schöpfen, daß die Nukleolarmasse in Chromosomen umgestaltet werde. Aus den Bildern von Hertwig läßt sich demgegenüber folgende Anschauung herleiten. Der Nukleolus von Actinosphaerium besteht augenscheinlich wie bei manchen anderen Protozoen, z. B. wie bei Euglena, aus relativ weicher Gallerte. In Hertwig's Fig. 9 auf Taf. II sieht man in dem Kern des aus der Zygote kriechenden Actinosphaeriums je einen großen, rundlichen Nukleolus liegen, ebenso im Protoplasten der Zygote.

Die Gestalt der Nukleolen von Actinosphaerium kann aber ähnlich verändert werden, wie die der Nukleolen von Chara usw., sodaß sie z. B. unregelmäßig wie die des Nukleolus in unserer

Figur 77 oder auch stark gelappt erscheint. Nicht selten zeigt der Nukleolus zahlreiche Höhlchen, z. B. in Fig. 10, Taf. II, Fig. 11, Taf. III). Während der Kernteilung wird der Nukleolus sehr stark angegriffen, manchmal sogar völlig gelöst, doch können Reste desselben bis zum Kernplattenstadium innerhalb der Spindel liegen; das zeigen die Figuren 13 und 14, Taf. III und 10, Taf. VI bei Hertwig.

Keine Tatsache und kein Bild aus Hertwig's Arbeit widersprechen der Anschauung, daß Hertwig's „Chromatinkörper" ein normaler Nukleolus in unserem Sinne sei und keine steht im Widerspruch mit der Deutung, die wir Hertwig's Beobachtungen gegeben haben.

Die unrichtige Anschauung, daß sich die Nukleolen morphologisch bei der Ausbildung der Chromosomen beteiligten, spielt bei der Aussonderung einer Anzahl von Nukleolen aus der Reihe der normalen Nukleolen auch bei anderen Autoren eine Rolle, sodaß mit Bezug darauf hier noch am einfachsten die Ansicht Jörgensen's angefügt wird. Jörgensen (1913, S. 88) sagt: „Wenn Montgomery keine Beziehung zwischen Nukleolen und Chromosomen gefunden hat, so ist das eine wichtige Beobachtung, die, wie alle exakten neueren Beobachtungen, gegen die nukleäre Entstehung der Chromosomen (Hartmann, Goldschmidt, Günther, Carnoy, Lebrun und Fick) spricht. Trotzdem gibt es Fälle, wo sich die allerersten Nukleolen an Chromosomen anlegen (Bufo nach Helen King 1908. Proteus nach Jörgensen 1910). Ferner S. 89: „Rohde (1903) beschreibt unter anderem beim Froschei ausführlich verschiedentlich sich wiederholende Auflösungen von Nukleolen und Chromosomen. — Bei der Deutung seiner Befunde hat Rhode vollkommen unter der suggestiven Gewalt der Carnoy'schen Anschauung gestanden und ist deshalb gleichfalls in den Irrtum der verhängnisvollen Verquickung der Nukleolen einerseits mit den Chromosomen anderseits verfallen. Die neueren Arbeiten von Maréchal (1906), Levi (1906), King (1908), Jörgensen (1910) und auch die vorliegende Mitteilung beweisen die morphologisch vollkommene Unabhängigkeit beider Kernkomponenten voneinander". Diesem Urteil schließe ich mich also durchaus an. Alle Angaben über die morphologische Bildung von Chromosomen oder Chromosomenteilen aus Nukleolen [siehe auch Browne (1913), Kemnitz (1913), Jörgensen (1913, S. 90)] beruhen auf unrichtigen Deutungen. Man vergleiche auch die 4 Klassen „nukleolusartiger Bildungen" bei Brüel (1914, S. 864) mit unserer Auffassung.

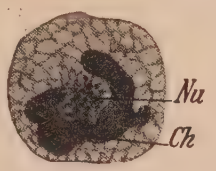


Fig. 77. Kern von Actinosphaerium Eichhorni. *Ch* Nukleolus. Nach R. Hertwig (1896, Fig. 13, Taf. VIII).

Vorkommen der Nukleolen in den verschiedenen Sippen des Tierreichs. Wie im Pflanzenreich scheinen auch im Tierreich keiner Spezies die Nukleolen zu fehlen. Es ist mir keine diesem Satz widersprechende Tatsache bekannt geworden.

Daß Nukleolen unserer Definition bei allen größeren Gruppen des Tierreiches vorkommen, ist sicher. Für die Metazoen hat Montgomery (1899, S. 50) Angaben über das Vorkommen der

Nukleolen in den Eiern von Zölenteraten, Würmern, Echinodermen, Mollusken, Arthropoden, Wirbeltieren zusammengestellt.

Daß der Satz auch für die Protozoen Geltung habe, könnte man nach den Angaben in der Literatur bezweifeln. Aber wir haben meines Erachtens ebenso wie bei Actinosphaerium auch bei anderen Protozoen keinen Grund, an dem Vorkommen normaler Nukleolen in jeder Zelle zu zweifeln.

Doflein (1909, S. 20) sagt: „Die Mehrzahl der bläschenförmigen Kerne bei Protozoen bietet das in Fig. 6 (unsere Fig. 78) dargestellte Bild, indem der mehr oder weniger ausgesprochen kugelige Kern in seinem Innern eine stark lichtbrechende Kugel zeigt, welche wir mit dem indifferenten Namen Binnenkörper bezeichnen".

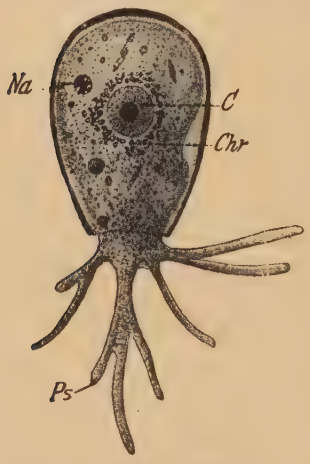


Fig. 78. Cryptodifflugia oviformis Pen. (Rhizopod). *C* Binnenkörper. *Chr* Chromidialmasse. *Na* Nahrung. *Ps* Pseudopodien. Nach dem Leben. Nach Doflein (1909, S. 17, Fig. 6).

In manchen Fällen soll statt dieses Binnenkörpers ein „Amphinukleolus" vorhanden sein. Doflein sagt: „Manche bläschenförmigen Kerne zeigen im peripheren Teil des ziemlich gleichmäßigen Kerngerüstes gar kein Chromatin. Dasselbe ist vielmehr in seiner Gesamtheit gemeinsam mit der Nukleolarsubstanz in einem zentralen Amphinukleolus angesammelt. Derselbe ist sehr häufig kugelig oder annähernd kugelig (z. B. bei Arcella, Fig. 18), manchmal scheiben- oder linsenförmig. In anderen Fällen ist er lappig, nieren-, bandförmig oder auch stark verzweigt (z. B. bei Actinosphaerium, Fig. 14 A). Meist sind Nukleolarsubstanz und Chromatin in inniger Durchmischung vorhanden, in anderen Fällen lassen sich bei geeigneter Präparation beide Substanzen nebeneinander nachweisen, z. B. bei Actinosphaerium in den ruhenden Kernen frei lebender Tiere (Fig. 14 A und B).

Wie ich schon bei Besprechung der Angaben von R. Hertwig über den Nukleolus von Actinosphaerium gesagt habe, besitzt dieses augenscheinlich einen normalen Nukleolus und dasselbe gilt für die anderen Protozoen. Der „Amphinukleus" der Protozoen dankt seine Existenz wesentlich falschen Deutungen der Beobachtungen.

Die Lage des Nukleolus im Kern. Für die Lage des Nukleolus gilt wohl im allgemeinen das, was ich über die Lage des pflanzlichen Nukleolus im Kern gesagt habe. Bemerkenswert ist die Verschiedenartigkeit des Ortes, an dem die Nukleolen im Kern der Eier auftreten, und die Inkonstanz oder gewisse Konstanz der Lage der Nukleolen bei einer Eispezies. Wo ein Nukleolus im Ei vorhanden ist, kann er mehr oder weniger in das Zentrum oder an die Peripherie rücken. Wo viele Nukleolen vorhanden sind, können sie in einem Kern zeitweilig gleichmäßig, zeitweilig ungleichmäßig verteilt sein oder sich alle oder zum größten Teil ganz peripher legen (Beispiele bei Jörgensen 1913). Die Lage

kann unter Umständen durch die Schwerkraft beeinflußt sein. Herrick (1895, S. 337) fand, daß die Nukleolen der Eier von Homarus americanus der Schwere folgend, beim Umdrehen der Objekte eventuell durch den Kern wanderten und sich stets der Unterseite desselben anlegten.

Eine Besprechung verdient wohl noch die Frage, ob die Nukleolen im Kernsaft oder in Bestandteilen der Chromosomen, eventuell im Kerngerüst liegen, eine Frage, die nicht ohne Bedeutung für die Physiologie des Kernes ist. Korschelt (1891, S. 110) referiert über ältere Literatur.

Jörgensen (1913, S. 85) sagt für die tierische Zelle: „Bei der Lage der Nukleolen betont Montgomery mit Recht, daß eine Verbindung mit dem Chromatinreticulum in der Regel nicht besteht".

Ich glaube, daß die Nukleolen stets frei im Kernsaft entstehen und nur zufällig den anderen Bestandteilen des Kernes genähert liegen, so daß sie bei der Fixierung mit ihnen verkleben können.

Dafür, daß die Nukleolen im Kernsaft liegen, spricht zuerst die Tatsache, daß sie niemals in den Chromosomen gefunden wurden. Auch in den Kernen der Speicheldrüsen der Chironomus-Larve findet man sie neben dem Kernfaden im Kernsaft (Fig. 79).

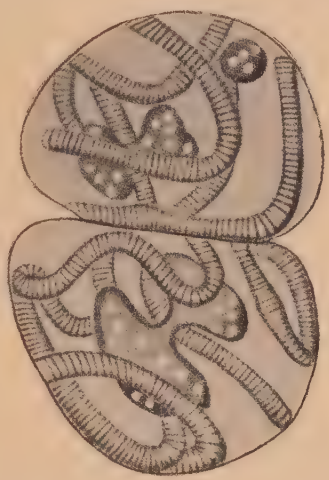


Fig. 79. Zellen der Speicheldrüse der Chironomus-Larve. Amitotische Kernteilung. Der quergestreifte Kernfaden und die mit Höhlchen versehenen Nukleolen sind abgebildet. Totalpräparat. Sublimat-Eisessig. Boraxkarmin. Nach Alverdes 1912, Fig. 57.

Nach Heidenhain's (1907, S. 179, Fig. 83 A) Abbildung aber sieht es so aus, als lägen die Nukleolen in den Chromatinmassen des ruhenden Kernes, umgeben von Chromatin. Heidenhain sagt auch: „Die Nukleolen sind scharf abgesetzte, meist stark lichtbrechende, vom Gerüst differente, fortsatzlose Körperchen von gerundeten Oberflächenformen, welche, wenigstens bei Körperzellen, soweit meine Erfahrungen reichen, immer in der Gerüstsubstanz suspendiert sind". Die „Chromatische Schale", welche die Nukleolen in dem Bild umhüllt (Fig. 80), kann aber sehr wohl durch nur oberflächliches Eindringen der Beize und des Farbstoffes erzeugt sein.

Physikalische Beschaffenheit der tierischen Nukleolen.

Im allgemeinen lassen sich die Angaben über die physikalische Beschaffenheit der tierischen Nukleolen völlig in Einklang bringen mit dem, was wir über die pflanzlichen Nukleolen ausgesagt haben. Man versteht die Beobachtungen, welche über gefärbte und in der lebenden Zelle liegenden Nukleolen der Tiere vorliegen, wenn man auch diese Nukleolen als weiche Massen von aus Eiweißkörpern bestehender Tröpfchengallerte betrachtet, die porös sind und durch

Enzyme, welche sie außen angreifen, aber auch in ihr Inneres eindringen und sie dort bearbeiten, fortgesetzt verändert werden, aber auch gleichzeitig durch außen angelagerte neue Gallertmassen wachsen können.

Als Beweis für den weichen Zustand der tierischen Nukleolen mag eine Beobachtung von Albrecht (1899, S. 943) angeführt werden, welcher sagt: „Ich besitze eine entsprechende Beobachtung vom Seeigel-Ei, bei welcher sowohl Kern als Kernkörperchen beim Auspressen aus der Zelle Ausziehen des vorderen Endes (Hantelform) und ungefähre Wiederherstellung der früheren Form nach ihrem Austritt erfuhr".

Mindestens äußerst häufig sind die Nukleolen der Tiere mit Höhlchen versehen, ebenso wie die der Pflanzen. In einigen Fällen sind Veränderungen dieser Höhlchen an Nukleolen der lebenden tierischen Zellen beobachtet worden, welche recht lehrreich sind. Balbiani (1864, S. 64) beobachtete den Nukleolus der Eier der Arachnoide Phalangium opilio ohne besondere Einschlußflüssigkeit. Der Nukleolus enthielt viele Höhlchen, einige davon traten als Blasen oberflächlich hervor. Bei fortgesetzter Beobachtung eines Nukleolus sah Balbiani die Blasen wachsen und ihre Wand verdünnen, bis, anscheinend durch inneren Flüssigkeitsdruck, die Wand plötzlich riß. Die Vertiefung, welche nach Reißen der Wand in der Peripherie blieb, füllte sich vom Grund auf aus und verschwand dadurch. Weiter sah er innere Höhlchen nach der Peripherie rücken, um dort zur Blasenbildung Veranlassung zu geben. Auch beobachtete er die Verschmelzung von Höhlchen. Bei Myriopoden sah er die Höhlchen der Nukleolen der Eier sich langsam vergrößern und dabei, ohne hervortretende Blasen zu bilden, nach der Peripherie rücken, dann sich verkleinern, ohne daß Reißen der Wand eintrat. Auch la Valette St. George (1866) hat Verschwinden der Höhlchen am lebenden Objekt beobachtet. Häcker (1893, S. 283) hat bei in Ovarialflüssigkeit oder Leibeshöhlenserum liegenden, lebenden Eizellen von Echinus microtuberculatus, die er in den feuchten Kammern beobachtete, eine periodische Vergrößerung und Verkleinerung eines großen zentralen Höhlchens „unter gleichzeitiger Reduktion, bezw. Vermehrung der kleinen peripheren Höhlchen" beobachtet. Er sah „periodisch eine große Hauptvakuole sich durch Zusammenfließen kleinerer Vakuolen" bilden, „um dann wieder langsam abzunehmen". Die Vorgänge spielten sich relativ langsam ab. Nach Fig. 7 z. B. brauchte ein größeres Höhlchen 2,5 Stunden zum Verschwinden.

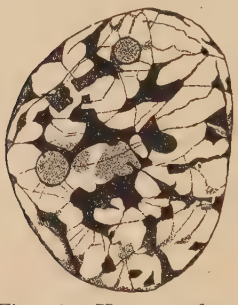


Fig. 80. Kern aus dem Keimlager des Darmepithels von Salamandra. 2 Nukleolen grau granuliert und umgeben von schwarzer „chromatischer Schale" Vergr. 2300. Nach Heidenhain 1907, Fig. 83A.

Wir können diese Vorgänge, welche gewöhnlich wohl viel langsamer verlaufen und deshalb wahrscheinlich uns so selten sichtbar werden, unserem Bild vom Wesen der Nukleolen leicht einfügen. Die Tröpfchengallerte der relativ lange kräftiger Lösung

ausgesetzten großen Nukleolen der Eier wird von Enzym, welches in sie eindringt, an den wenigst dichten Stellen am stärksten angegriffen, so daß dort Höhlchen entstehen, in denen sich die Spaltungsprodukte des Kernkörpereiweißes in Lösung befinden. Diese Lösung wirkt relativ stark osmotisch drückend, so daß die Flüssigkeit durch die Poren der Gallerte oder durch Risse ausgestoßen wird. Neue Höhlchen entstehen und verschmelzen, wenn sie sich berühren.

Wenn die Nukleolen durch Apposition neuer Gallerte wachsen, wird die äußerste Partie unter Umständen am dichtesten sein können, da sie am wenigsten durch Enzyme verändert ist, auch wird sie dann oft die kleinsten Höhlchen zeigen. In der Tat sind Nukleolen mit relativ dichter Außenschicht vielfach in Eiern beobachtet worden. So z. B. sagt Brüel (1914, S. 869): „Durch Pressen und Zerreißen kann man sich an größeren Keimflecken nämlich überzeugen, daß später ein nicht mehr verschmelzungsfähiger Zustand erreicht wird, mit fester Haut, die auch optisch sichtbar sein kann (Ei von Käfern) und einem plastischen, weichen Inhalt, so flüssig noch, daß Zerreißungskanten oder das plattgedrückte Ganze abgerundet werden, ohne daß aber von Zusammenfließen oder Ausströmen die Rede sein könnte."

Fig. 81. Oozyte von Limax maximus mit großhöhligem Nukleolus nach Obst 1899, Textfigur IV.

Auch die Beobachtung, daß, wie auch Montgomery (1898, S. 508) bemerkt, „die jüngsten Nukleolen homogen sind, und daß Vakuolen erst entstehen, wenn sie an Größe zugenommen haben", stimmt mit unserer Darstellung.

Wenn eine sehr große Vakuole in einem Nukleolus entsteht, so wird die Nukleolarmasse oft zu einer hohlkugeligen Schicht gedehnt. So z. B. in unserer Fig. 81 und in der Fig. 59, Taf. XIII bei Obst (1899) und Figg. 4, 5, 10, 11 bei Lubosch (1902).

Haben sich viele gleichartig große Höhlchen in der ganzen Masse des Nukleolus gebildet und haben sie die Masse des Nukleolus stark gedehnt, so kann der Nukleolus Schaumstruktur annehmen. Solche Fälle bildet Rohde (1903, Taf. 37 Fig. 6; siehe auch S. 595 und 597) für Nukleolen des Eies von Cobitis ab. Auch Carnoy gibt eine Abbildung solcher Nukleolen aus dem Triton-Ei, die in unserer Fig. 82 wiedergegeben ist. Augenscheinlich ist aber dieses Bild nach durch die Fixierungsmittel stark kontrahiertem Material dargestellt.

Die Höhlchen enthalten meist, vielleicht sogar immer, nur eine homogene wässerige Lösung. Lubosch (1902) bildet zwar

Nukleolen aus mit Chromsäure, Flemming's Lösung, Gilson's und Zenker's Flüssigkeit fixierten Präparaten ab, welche in größeren Höhlchen unregelmäßig gestaltete Massen enthalten (Figg. 4, 5, 10, 11, 12, 13, 14, 16, 18, Taf. I), aber diese sind höchstwahrscheinlich durch die Fixierungsmittel aus der eiweißhaltigen Lösung der Höhlchen niedergeschlagene Kunstprodukte. So wird es sich auch bei anderen Angaben über Einschlüsse der Höhlchen verhalten. Auch die Angaben über körnige Einschlüsse in den Nukleolen sind zweifelhafter Natur. Montgomery (1898) weist sie auch ab (S. 509).

Einer besonderen Besprechung bedarf das Vorkommen von Nukleolen in Kernen, welche sich bei Doppelfärbungen in verschiedenen Farbentönen färben, so daß z. B. rote, blaue und aus blauen und roten Partien gemischte Nukleolen auftreten. Die ältere Literatur findet man darüber bei Montgomery (1899, S. 517) unter der Überschrift Paranukleoli and Pseudonukleoli, Double Nukleoli usw. Auch Obst (1899, S. 164) referiert ältere Literatur. Als Beispiel mögen zuerst Obst's Angaben dienen. Obst (S. 162) färbte Eier von Mollusken und Arachnoiden zuerst mit Boraxkarmin, zog dann den Farbstoff, soweit es erwünscht war, mit Alkohol aus und färbte mit Solidgrün oder Methylgrün nach. Die Nukleolen der jüngsten Eier waren dann meist blau gefärbt; in älteren Eiern färbten sich größere oder kleinere Nukleolen blau oder rot; die Höhlchen waren oft rot gefärbt. Auffallend sind besonders die gleichzeitig rot und blau gefärbten Nukleolen. Manchmal sieht es aus, als ob blaue, kleinere Nukleolen in größere hineingedrückt seien (Fig. 25 und 26, Taf. 12), manchmal auch, als säßen rote oder blaue Buckel den umgekehrt wie sie gefärbten Nukleolen auf (Fig. 46, 47, 48, 67). Jörgensen (1913, S. 61) hat Eier von Patella-Arten nach Zimmermann's Jodgrün-Fuchsin-Methode gefärbt. Die Nukleolen mononukleärer Eier färbten sich damit intensiv rot (S. 70); die Nukleolen der Patella-Arten wurden rot oder blau oder gemischt gefärbt. Die gemischt gefärbten hatten sehr verschiedene Gestalt. In Fig. 83 und 84 sind einige Formen abgebildet.

Fig. 82. Nukleolen aus dem Zellkern des Tritoneies. Nach Carnoy (1898).

Flemming (1882, S. 148) hatte bei Anodonta gesehen, daß „der kleinere Teil eines Nukleolus bedeutend stärker lichtbrechend und tingierbar und in Säuren stärker quellbar war" als der größere. Er gibt auch an, daß dieser größere Teil, wie die Nebennukleolen, im Wasser verschwand.

Es entsteht zuerst die Frage, ob die sich verschieden färbenden Massen wesentlich voneinander verschieden sind, ob sie aus

zwei ganz verschiedenartigen chemischen Körpern bestehen. Die Färbung kann darüber keinen Aufschluß geben. Sie zeigt wohl, daß eine Verschiedenartigkeit vorliegt, aber diese kann sehr unbedeutend und nur durch die Färbung sehr auffällig gemacht sein. Nur eine sehr genaue mikrochemische Untersuchung wäre vielleicht imstande, einigen Aufschluß zu geben. Es könnte wohl sein, daß die verschiedene Färbbarkeit nur auf Dichteunterschieden der Gallerten beruhte, die unwesentlich wären; es könnten auch durch Enzyme chemische Veränderungen in einer ursprünglich gleichen chemischen Substanz hervorgerufen worden sein. In diesen beiden Fällen wäre es ganz unrichtig, von zweierlei Arten von Nukleolen zu sprechen. Ferner entsteht die Frage nach dem Zustandekommen der doppelt gefärbten Nukleolen. Auch diese ist noch nicht sicher zu lösen. Bei den nach der Zimmermann'schen Methode gefärbten Doppelnukleolen sieht es so aus, als sei die weniger von Enzym angegriffene, eben ausgeschiedene Substanz rot, stärker angegriffene, weniger dichte, blau gefärbt und als seien doppelt gefärbte Nukleolen durch Zusammenfließen mehr oder weniger veränderter Nukleolarmassen entstanden. Es wäre übrigens der Versuch zu machen, ob man nicht durch Anwendung von drei Farbstoffen auch drei verschieden gefärbte Nukleolen erhalten könnte. Es ist das sehr wohl möglich, da die Nukleolen sicher sehr verschieden stark durch das Enzym angegriffen sind. Das würde auch augenfällig machen, wie wenig bedeutungsvoll die durch Doppelfärbungen hervorgehobenen Unterschiede sind.

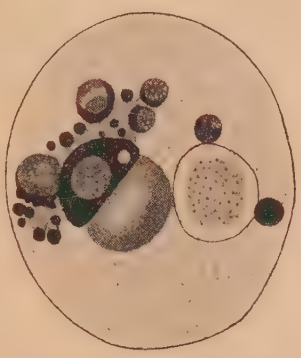


Fig. 83. Kern aus dem Ei einer Patella-Spezies mit Nukleolen. Die einfachen kleinen waren rot gefärbt. In den zusammengesetzt gefärbten sind die durch Höhlchen schaumigen Teile blau, ebenso ist der glatte halbkugelige Teil des größten doppelfarbigen Nukleolus blau, alles andere ist rot. Außerdem liegt links ein schwach gefärbter, mit ungefärbtem Saum versehener, im Innern fein rot punktierter Nukleolus. Sublimat, Jodgrün-Fuchsin. Nach Fig. 170, Taf. IX von Jörgensen (1913).

Größe und Zahl der Nukleolen. Die Nukleolen der tierischen Zellen können anscheinend im Maximum ungefähr 50 μ Durchmesser (Volumen ungefähr 65 000 μ^3) erreichen. (Eikern von Himentaria 25 μ. Jörgensen 1913, Taf. 5, Fig. 43, Sida crystallina 30 μ. Häcker 1893, Fig. 18, Phalangium opilio 25 bis 43 μ. Balbiani 1865, S. 66, Bdellostoma 48 μ). Der Durchmesser der Nukleolen somatischer Zellen übersteigt wohl gewöhnlich 7 μ (180 μ^3) nicht. Die Nukleolen der Rhizopode Cyphoderia margaritacea sind höchstens 5,7 μ groß (Rhumbler 1896, S. 64). Die größten Nukleolen von Saccamina sphaerica hatten einen Durchmesser von 7,4 μ (Rhumbler 1893, S. 329). Jeder Zellart einer bestimmten Spezies scheint auch bei den Tieren eine bestimmte Maximalgröße des Nukleolus eigen zu sein, ähnlich bestimmt wie die Maximalgröße der Stärkekörner einer Zellart.

Auch mit dem Maximalvolumen des gesamten Kernkörperchen-eiweißes, welches in einer bestimmten Kernspezies entstehen kann, muß es ähnlich sein. Diese Masse des Kernkörpercheneiweißes kann sich auf ein bis viele Nukleolen verteilen. In einer Zellart ist das Kernkörpercheneiweiß bei gleichem Volumen oft auf eine verschiedene Zahl von Nukleolen verteilt. So fand Rhumbler (1896, S. 64), daß bei der Rhizopode Cyphoderia margaritacea das Gesamtvolumen an Nukleolarsubstanz betrug bei 7 Nukleolen im Kern 50,2 μ^3, bei 6 51,0, bei 5 49,7, bei 4 44,3, bei 3 70,9. Die Zahl der Nukleolen gibt uns also niemals ein rechtes Bild von dem Gesamtvolumen und erlaubt nur ganz rohe Schätzungen desselben. Die Zahl der Nukleolen, in welche das Gesamtvolumen der Nukleolarsubstanz verteilt wird, wird wohl ungefähr festgelegt sein. Die gewöhnlichen Gewebezellen der Tiere haben nach Flemming (1882, S. 145) selten über 8 Nukleolen, meist 3 bis 5. Bei Piscicola finden sich nach Montgomery (1899, S. 500) Nukleolen in einem Kern: Ei 1, Ganglienzelle 1, reife Muskelzelle 12, subkutikulare Drüsenzelle bis 400. Wenn mehrere Nukleolen vorhanden sind, können sie alle gleich groß sein wie z. B. im Ei der Scolopendra Fig. 85, oder sie können mehr oder weniger verschieden groß sein.

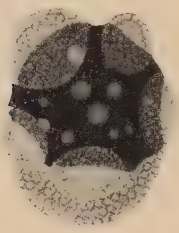


Fig. 84. Besonders eigenartig gebauter Nukleolus aus dem Ei von Patella rota. Die sternförmige Masse hatte sich rotgefärbt. Sie erscheint dicht. Die von Höhlchen durchsetzte Masse hatte sich blau gefärbt. Nach Fig. 152, Taf. VIII von Jörgensen (1913).

Bei tierischen Eiern findet man häufig einen sehr großen Nukleolus, wohl meist den zuerst entstandenen und lange weiter gewachsenen, neben mehreren oder vielen relativ kleinen Nukleolen.

Über die Zahl der Nukleolen tierischer Eier sagt Häcker (1899, S. 117) folgendes für uns auch vom biologischen Standpunkt Interessante: „Im allgemeinen gehören nämlich die Keimbläschen (Kerne) von kleinen dotterarmen, bezw. mit feinkörnigem Dotter versehenen Eiern (z. B. der Spongien, Hydromedusen, Siphonophoren, Acalephen, Echinodermen, pelagischer Anneliden, Copepoden) dem Echinodermen-Typus an, d. h. sie weisen meist nur einen einzigen Nukleolus auf; dagegen findet sich bei den dotterreichen, großscholligen Eiern vieler Insekten und Krustazeen, sowie bei den ebenso beschaffenen der niederen Wirbeltiere der Vertebratentypus mit zahlreichen Nukleolen".

Montgomery (1899, S. 500) hatte gleichzeitig gesagt: „Weiterhin scheint die Zahl der Nukleolen nicht abhängig zu sein von der Dottermenge" und neuerdings meint Jörgensen (1913, S. 44), die Regel Häcker's sei nicht zutreffend, da er bei den Medusen Obelia viele Nukleolen, bei Eutimium einen großen Nukleolus gefunden hat.

Mir scheinen einzelne Ausnahmen hier nichts gegen die Gültigkeit der Regel auszusagen. Biologisch unwesentliche Momente, die wir nicht ohne weiteres erkennen, können die Abweichung bedingen.

Ich würde die Regel formulieren: „In der Regel besitzen die Nukleolen dotterarmer Eier ein relativ kleines, dotterreicher ein relativ großes Gesamtvolumen".

Bezüglich des Verhältnisses der Nukleolengröße zu der Größe der Kerne sind auch einige Angaben gemacht worden. Flemming (1882, S. 150) sagt: „Die absolute Größe des Nukleolus steht bei den meisten Zellarten in annähernder Proportion zur Größe des Kernes selbst. Ich bitte diesen Ausspruch, der nur in Bausch und Bogen gelten kann, nicht auf die Spitze zu stellen. Ich weiß wohl, daß er Ausnahmen erleidet.“ Und ferner: „Und so wird man, wie ich glaube, wenigstens für die erwachsenen Gewebe der Vertebraten bestätigt finden, daß im Ganzen und Großen eine größere Kernart auch größere Hauptnukleolen hat“. Jörgensen (1913, S. 88, Nr. 10a und S. 93, Nr. 2) sagt: „Die Annahme Montgomery's, daß die Massenzunahme der Nukleolen charakteristisch für starkwachsende Kerne ist, ist nicht richtig“. „Die Zahl der Nukleolen und ihre Masse ist unabhängig vom Wachstum des Kernes“.

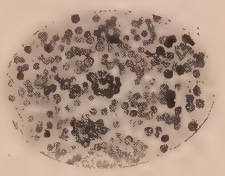


Fig. 85. Eikern von Scolopendra spez. mit vielen kleinen Nukleolen. Nach Jörgensen.

Auch bei den Tieren fehlen in den fertigen männlichen Geschlechtszellen anscheinend Nukleolen in den allermeisten Fällen, wohl stets bei den flagellatenförmigen männlichen Geschlechtszellen. Nukleolen werden z. B. für die Spermatozoen einiger Arachnoiden (Fig. 86) und Cladoceren (Branchiopoden) angegeben, immer nur bei Formen, welche wenig umgestaltete Zellen sind.

Interessant ist die Angabe von Jörgensen (1913, S. 58), daß sich im Ei von Melamphaes die Nukleolen während des Kernwachstums des Eies vollständig lösen, „so daß der Kern während der noch folgenden langen Wachstumsperiode des Eies nur noch eine einzige Chromatinart: die oxychromatische Chromosomensubstanz aufweist“.

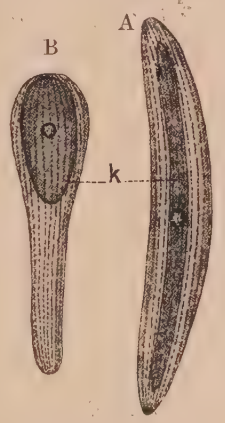


Fig. 86. Spermatozoen zweier verschiedener Gamasiden mit Kern u. Nukleolus, nach Gilson (aus Korschelt und Heider 1902).

Gestalt der Nukleolen. Über die Gestalt der Nukleolen gilt im wesentlichen das bei den Pflanzen gesagte. Rundliche Formen herrschen vor, doch kommen auch gestreckte und verzweigte Nukleolen vor. Vorzüglich in den Kernen der Eier nehmen Nukleolen oft eigenartige Gestalt an, so z. B. bildet Jörgensen (1913, Taf. IV, Fig. 23) für das Ei von Obelia geniculata und Melamphaes (Fig. 87) unregelmäßig bandförmig gekrümmte Zustände der Nukleolen ab. Ringförmige Kernkörperchen, durch deren Öffnung der Kernfaden zieht, kommen manchmal in den Speicheldrüsen der Chironomuslarven vor (Herwerden, Anat. Anzeiger 36, 1910; Faussek, Arch. f. mikr. Anat. 82, 1913, S. 47; Alverdes, Arch. f. Zellforsch. 9, 1912). Doch sind die Nukleolen dieser Kerne auch häufig normal gestaltet. Formänderungen kommen selbstverständlich auch bei der tierischen Zelle an den Nukleolen vor. Sie können nach unserer Anschauung durch Ansatz von Substanz, durch Lösung von Substanz, durch Quellung und durch formende Einflüsse des Kernplasmas bewirkt werden (siehe auch Rhumbler,

Zeitschr. f. wissensch. Zoolog. Bd. 56, 1893, S. 355). Solche Formveränderungen zeigen wahrscheinlich die Nukleolen heranwachsender Eier häufig. Man betrachte z. B. die Abbildung der Oberfläche der verschiedenen Entwicklungsstadien der Eier von Melamphaes (Fig. 87 *a—i*) und die Reihe von Längsschnittbildern desselben Objektes (Fig. 88 *a—e*), über welche Jörgensen (1913, S. 122) sagt: „Neben dem in Einzahl vorhandenen Nukleolus entstehen in jungen Oozyten zahlreiche, basichromatische Randnukleolen, die sich abflachen, vakuolisieren und zu eigenartigen, chromosomalen Tetraden, Achterfiguren usw. auswachsen. Diese

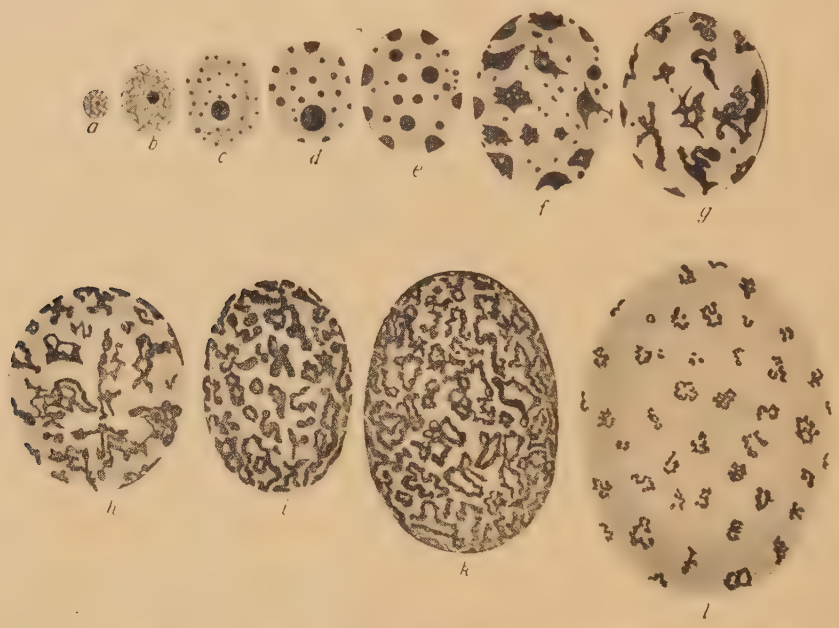


Fig. 87. Oberflächenbilder von Kernen aus Entwicklungsstadien des Eies von Melamphaes nigrescens, *a* Oogonienkern mit einem Nukleolus. *b* Oozytenkern mit einem Nukleolus. *c* Erstes Auftreten von Randnukleolen. *d* bis *i* Heranwachsen der Randnukleolen. *k* Höhepunkt der Nukleolenausbildung. *l* Starker Verbrauch der Nukleolarsubstanz. Nach Jörgensen 1913, Taf. VII, Fig. 105—115.

werden bis zu ihrem völligen Schwund verbraucht“. Die Beobachtung schnell vor sich gehender Gestaltveränderungen ist auch am lebenden Objekt gemacht worden. Schon Balbiani (1864, S. 65) sah „amöboide“ Bewegungen des Nukleolus z. B. bei Eiern, die, ohne besondere Einschlußflüssigkeit, lebend beobachtet wurden. Literatur über weitere Beobachtungen findet man bei Flemming (1882, S. 156) und Montgomery (1898, S. 512).

Von unserem Standpunkt ist es interessant, daß noch Jörgensen (1913, S. 86, 6; wohl mit Montgomery, S. 512) sagt: „Amöboide Beweglichkeit scheint bei Nukleolen vorzukommen. Diese Bewegung scheint aktiv zu sein, da von einer Beweglichkeit der anderen Kernteile nichts bekannt ist“. Demgegenüber ist festzuhalten, daß die Nukleolen als ergastische Gebilde keine eigentliche Aktivität im biologischen Sinn besitzen können.

Teilung der Nukleolen. Es soll hier der Zerfall der Nukleolen in Reststückchen bei der Lösung nicht berücksichtigt werden. Über das Geteiltwerden der Nukleolen in sich mitotisch teilenden Kernen der Protozoen haben wir schon gesprochen. Es erübrigt sich hier noch die Besprechung des Geteiltwerdens der Nukleolen bei der Amitose. Sie ist bei Metazoenkernen öfter gesehen worden. Wenn ein Nukleolus bei der Durchschnürung des Kernes zufällig an der Durchschnürungsstelle liegt, so wird er mit durchgeschnürt, sonst nicht. Nowikoff gibt ein gutes Bild von dem Geteiltwerden des Nukleolus bei der Amitose von Sehnenzellen der neugeborenen Maus (Fig. 89).

Es wird angegeben, es träte unter Umständen vor der Einschnürung des Kernes Einschnürung des Nukleolus ein (Gurwitsch 1904, S. 264: Carnoy, Weeler, Hoyer, Korschelt, Nemi-

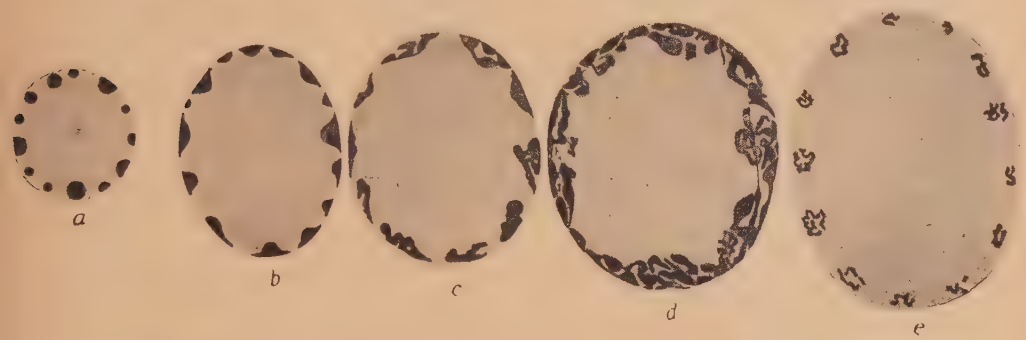


Fig. 88. Längsschnitte der Kerne von Oozyten von Melamphaes nigrescens. *a* junge Kerne mit Randnukleolen; *b* diese flachen sich ab und *c* wachsen unter Vakuolenbildung in das Kerninnere hinein; *d* wo sie chromosomenähnliche Figuren bilden. *e* Verbrauch der Nukleolensubstanz. *a* bis *d* 410fach, *e* 288fach vergrößert. Nach Jörgensen 1913, Taf. VI, Fig. 100—104.

loff). Wenn das richtig ist, so spricht es dafür, daß schon vor Durchschnürung des Nukleolus Umlagerungen und Dehnungen im Innern des Kernes eintreten. Ich habe die Arbeit von Korschelt (1895, S. 552) nachgesehen und finde, daß es nicht sicher erwiesen erscheint, daß bei den Kernen, welche sich mit glatter Teilungsfläche direkt teilen, die Nukleolen sich wirklich teilen. Auch Nemiloff's (1903) Angaben sind nicht völlig beweisend. Er stellte die Bilder, welche ihm fixiertes Material bot, in der in Fig. 90 wiedergegebenen Weise zusammen. Ob die eingeschnürten Nukleolen Teilungsstadien waren, ist zweifelhaft. Er sagt S. 357: „Während der Teilung der Kernkörperchen sind keine verbindenden Fäden zwischen den getrennten Hälften vorhanden".

Sonstige Literatur über Teilung ist bei Montgomery (1898, S. 513 und 514) zu finden. Von neuerer Literatur seien die Angaben von Walker (1908) und dessen Schülern erwähnt über Knospung der Nukleolen, die augenscheinlich auf falscher Deutung der Bilder beruhen.

Verschmelzung der Nukleolen. Aus Bildern, welche gefärbtes und fixiertes Material lieferte, ist mehrfach das Vorkommen

von Verschmelzungen gefolgert worden. Montgomery (1899, S. 514 und 515) gibt Literatur über diesen Gegenstand. Pfitzner z. B. (1883) sah die Zahl der Nukleolen in den Kernen der Ektodermzellen von Hydra mit dem Altern der Zellen abnehmen, die Größe der übrigbleibenden zunehmen und schloß daraus auf Verschmelzung der Nukleolen. Rhumbler (1895, S. 65) schloß ähnlich aus Zählung und Messung der Nukleolen von Cypodenia, „daß nicht Teilungen, sondern im Gegenteil Verschmelzungen eintreten". Brüel (1914, S. 162) sagt über die Verschmelzung: „Dieser Vorgang ist öfter beobachtet worden. Man hat dabei Ineinanderströmung mit Schlierenbildung gesehen (Sommer, Ascidienei)". Theoretisches über den Verschmelzungsprozeß findet man bei Rhumbler (1893).

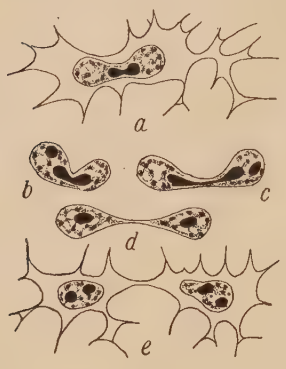


Fig. 89. Amitose von Schwanzzellen einer neugeborenen Maus. *b—d* nur der Kern, *e* Zelldurchschnürung. Nach Nowikoff aus Handwörtb. d. Naturwissensch. 10. Bd. 1914, Fig. 151.

Ausstoßung der Nukleolen aus ruhenden Kernen. Über Austreten von Nukleolen aus den ruhenden Kernen in das Zytoplasma finden sich mehrfache Angaben in der Literatur. Jörgensen (1913, S. 11) sagt über diese: „Man hat ja bei den verschiedenen Objekten, z. B. Gathy (1900) bei Anneliden, Fick (1899) bei Amphibien u. a., den Durchtritt von Nukleolen durch die Kernmembran und ihre Umwandlung in Dotterelemente behauptet. Demgegenüber haben aber schon die älteren Autoren Bonn, Rückert, Häcker, Bonin, Giardina und Carnoy Stellung genommen. Bei neueren Autoren kommt wohl dieser auf technische Mängel zurückführbare Nukleolenaustritt nicht mehr vor". Es seien nur ein paar der neueren Arbeiten über diesen Gegenstand besprochen.

Fig. 90. Schema einer amitotischen Teilung im Epithel der Harnblase der Wirbeltiere. *I* ruhender Kern. *II* Verlängerung des Kernkörperchens. *III* Durchschnürung des Kernkörperchens. *IV* Teilung des Kernkörperchens. *V* Beginn der Durchschnürung des Kernes. *VI* ein späteres Stadium. Nach Nemiloff 1903, Fig. 7.

Tatai (1904) beschreibt von den Spinalganglienzellen der Ratten, daß der Nukleolus durch die Kernmembran hindurchtrete und dabei seine Färbbarkeit ändere. May and Walker (1908), Walker and Alice Embleton (1908), Walker and Tozer (1909) wollen den Durchtritt von Nukleolen aus Kernen der Nervenzellen

der Säugetiere, aus Kernen von Planaria, Spongilla, Hydra, der normalen menschlichen Haut, von Zellen aus menschlichem Brustkarzinom, ja auch aus Kernen der Hyacinthe und Bohne gesehen haben. Obgleich May und Walker feststellten, daß in den meisten Fällen die Nukleolen nicht ausgewandert, sondern durch das Messer aus dem Kern herausgerissen waren (S. 205), glauben sie doch an Auswanderung, hauptsächlich deshalb, weil in einigen Fällen die außerhalb des Kernes liegenden Nukleolen bei Doppelfärbung der Präparate (z. B. mit Fuchsin-Methylenblau) anders gefärbt waren als die im Kern liegenden. Mir scheint Walker's Annahme unrichtig zu sein. Die verschiedene Färbung könnte vielleicht dadurch verursacht sein, daß die herausgerissenen Nukleolen zugleich allermeist durch das Messer, welches sie aus den Kernen herausriß, zerschnitten wurden und dadurch die Farbe anders festhielten als die intakten.

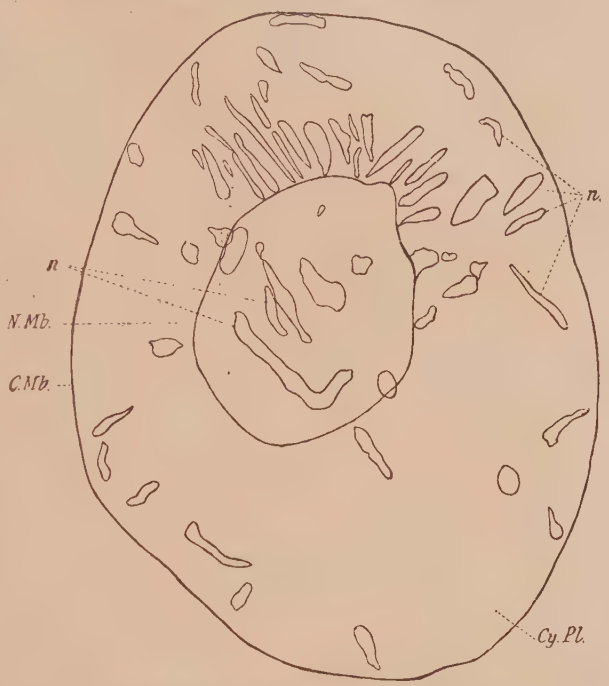


Fig. 91. Subkutikulare Drüsenzelle von Piscicola. *C. Mb.* Zellgrenze. *Cy. Pl.* Zytoplasma. *N. Mb.* Kernmembran. *n* Nukleolen. Nach Montgomery Taf. 26, Fig. 198.

Den Walker-schen Arbeiten gegenüber erscheint eine Untersuchung von Montgomery (1899, S. 483) über den Austritt der Nukleolen aus den ruhenden Kernen der subkutikularen Drüsenzellen von Piscicola rapax zuverlässiger. Ich bespreche sie eingehender, weil sie ein gutes Beispiel dafür sind, wie schwierig die Kritik solcher nach gefärbtem Material gebildeten Anschauungen ist.

Montgomery benutzt mit Flemming-Lösung oder Sublimat fixierte und nach verschiedenen Doppelfärbungsmethoden gefärbte Präparate zur Beobachtung. Die in Rede stehenden akzessorischen Geschlechtsdrüsen sind in der Ruheperiode relativ klein, wachsen dann unter gleichzeitiger Vergrößerung der Kerne stark heran, dabei Sekret bildend, und stoßen zuletzt das Sekret aus, um dann wieder kleiner zu werden bis zur Größe des sekretleeren Anfangszustandes. Im sekretleeren Zustand der Zelle besitzt der Kern einen meist ovalen Nukleolus (S. 485), welcher in etwas herangewachsenen Zellen bald gestreckt und unregelmäßig gestaltet er-

scheint. In weiter herangewachsenen Zellen finden sich mehr und mehr Nukleolen, deren Zahl in zur Maximalgröße herangewachsenen Zellen und Kernen auf ungefähr 300 (S. 486) geschätzt wird. Wenn man Zellen untersucht, in denen das anfangs homogene Sekret in Sekretkörperchen zerlegt ist (S. 489), so sieht man auch Nukleolen außerhalb des Kernes im Zytoplasma liegen (unsere Fig. 91). In wieder kleiner gewordenen Zellen liegen im kleineren Kern und im Zytoplasma weniger Nukleolen (Fig. 149, S. 490), zuletzt findet man nur im Kern einen anfangs unregelmäßig gestalteten, dann gerundeten Nukleolus. Wichtig ist die Angabe des Autors, daß die im Kern liegenden Nukleolen dichter erscheinen als die im Zytoplasma liegenden, durchschnittlich größeren, die sich auch bei Doppelfärbung (S. 493) schwächer oder anders färben als die, welche im Kern liegen.

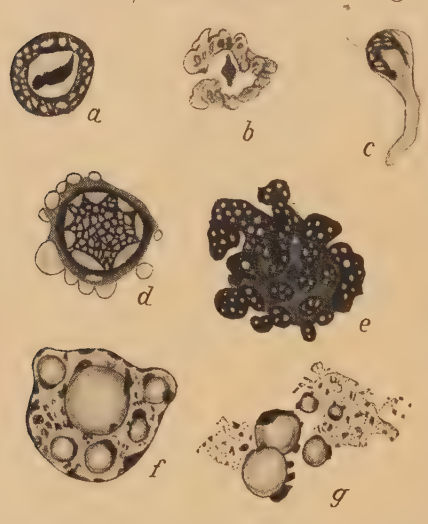


Fig. 92. Einukleolen mit Lösungserscheinungen. *a* bis *c* von Triton (Molch), *d* Sticho nemertes (Plattwurm), *e* Cypris fuscata (Muschelkrebs), *f* u. *g* Serpula (Ringwurm). *a* bis *c* von Lubosch, *d* von Böhmig, nach Schleip, *f* und *g* nach Soulier. Nach Brüel (1914).

Trotzdem die Arbeit Montgomery's einen zuverlässigeren Eindruck macht, sind Montgomery's Deutungen doch sicher unrichtig. Jörgensen (1913 a) konnte bei Nachuntersuchung keinen Durchtritt der Nukleolen finden, vielmehr zeigte er, daß die stets im Kern bleibenden Nukleolen stets deutlich unterscheidbar sind von außerhalb des Kernes im Zytoplasma entstehenden ergastischen Gebilden, welche Montgomery für ausgetretene Nukleolen gehalten hat. Über diese ergastischen Gebilde und die Nukleolen sei noch folgendes nach Jörgensen gesagt. Im Zytoplasma kleiner Sekretzellen finden sich neben wenigen oxychromatischen Granula zuerst Massen einer Substanz, die sich stark mit „Chromatinfarben" färben und in Pepsin nicht, wohl aber in Trypsin löslich sind (S. 177). Da diese Substanz nach und nach verschwindet, wenn das Sekret erscheint, nennt sie Jörgensen „Prosekret", obgleich die Sekretbildung auch bei Fehlen des „Prosekretes" in der Drüsenzelle eintritt (S. 171). Meiner Meinung nach handelt es sich um einen Eiweißkörper von Reservestoffnatur. Beim Hungern des Tieres verschwindet er (S. 174). Die Nukleolen sind meist rundlich. Sie können jedoch auch gestreckt und unregelmäßig werden (Fig. 14 und 20), was die Bilder Montgomery's verständlicher erscheinen läßt.

Jörgensen vergleicht seine Fig. 15 und 16, Taf. 19 und Fig. 8 und 9, Taf. 20 direkt mit den Skizzen Montgomery's und sagt S. 183: Schon allein aus diesem Vergleich geht auf das deutlichste hervor, daß Montgomery die bei der Sekretbildung auftretenden

strangförmigen Reste des Prosekretes für austretende oder bereits ausgetretene Nukleolen gehalten hat".

Lösung der Nukleolen in tierischen Zellen. Über die Art und Weise, in welcher die Lösung der Nukleolen erfolgt, lehrt uns die zoologische Literatur nichts neues, nur tritt infolge der Beobachtungen am Eikern der Tiere die Bedeutung der Höhlchenbildung für den Lösungsprozeß stärker hervor. Es sind wesentlich nur Beobachtungen an fixiertem und gefärbtem Material den Schilderungen zugrunde gelegt worden. Heidenhain sagt zusammenfassend über das Verschwinden der Nukleolen während der Mitose: „Bezüglich des Modus des Unterganges wird angegeben, daß sie entweder allmählich resorbiert werden oder zuvor in Teilstücke zerfallen; nach unseren Erfahrungen dürfte bei Gewebezellen das erstere die Regel sein". Brüel (1914, S. 836), der vorzüglich die Einukleolen im Auge hat, sagt über die Lösungserscheinungen: „Ihre Typen führt Fig. 84 vor; Vakuolisierung bis zum völligen Schaum ist das Häufigste". In der Fig. 84 bei Brüel, die wir in Fig. 92 reproduzieren, sind sicher auch nicht besonders gut fixierte Lösungsstadien abgebildet. Fig. 92a haben wir schon früher besprochen (es ist Fig. 5, Taf. I von Lubosch 1902); Fig. 5 ist vielleicht schlecht fixiert, sicher beim Zeichnen unrichtig aufgefaßt, denn derartige Höhlchen wie sie da abgebildet sind, kommen sicher nicht vor.

Albrecht (1899, S. 946) hat bei der Auflösung der Nukleolen im Seeigelei „amöboide" Flüssigkeitsfortsätze entstehen sehen, welcher Wandlung dann schnell das Verschwinden des Kernkörperchens folgte. Obst (1899, S. 208) hat bei Limax vor der Lösung starke Höhlchenbildung eintreten sehen.

Chemie der tierischen Nukleolen. Auch von den tierischen Nukleolen sind makrochemische Untersuchungen nicht angestellt worden, obgleich sich wahrscheinlich aus gewissen Eiern mittelst der Zentrifuge Nukleolen gewinnen lassen werden.

Zacharias hat 1887a (S. 377) in Schnitten von mit Alkohol gehärteten Eiern von Unio die Nukleolen untersucht. Die Resultate sind:

Verdünnte Salzsäure: Beide Teile des Doppelnukleolus quellen, der kleinere Teil geringer als der größere. Pepsin: löst relativ viel Substanz, läßt aber einen geschlossenen Rest zurück. Der Verdauungsrest sieht in verdünnter Salzsäure blaß und verquollen aus.

Von gleichzeitig untersuchten Eierstockeiern des Frosches gibt er folgende Reaktionen der zahlreichen Nukleolen an:

Pepsin: Läßt Rest der Nukleolen zurück. Der Verdauungsrest ist in 10 proz. Kochsalzlösung und verdünnter Salzsäure unlöslich.

1898 (S. 196) berichtet Zacharias über die Froscheinukleolen folgendes: „Ein frisches Eierstockei gelangte auf den Objektträger in etwas Froschblut und wurde mit Nadeln unter dem Simplex vorsichtig geöffnet, so daß der Kern mit dem ausfließenden Inhalt des Eies unverletzt frei heraustrat. Nun wurde Methylgrünlösung (sie enthielt auf 100 g Wasser 1 g conc. Essigsäure) hinzugesetzt

und ein Deckglas aufgelegt. Während der mikroskopischen Beobachtung platzte alsbald der Kern unter dem Druck des Deckglases, und die Nukleolen gelangten zum Teil in die umgebende Flüssigkeit. Während sich hier die Nukleingerüste der Blutkörperkerne sofort intensiv grün färbten, blieben die Nukleolen ungefärbt, von gequollenem Aussehen. — — — Eierstockeier, welche einige Tage in Alkohol gelegen hatten, wurden in destilliertem Wasser untersucht. In den Eikernen traten die Nukleolen als glänzende Körper scharf umschrieben hervor. Auf Zusatz von Salzsäure (Conc. 0,28 proz.) verblaßten und verquollen sie jedoch sofort, — — —. Nach zweitägiger Einwirkung der Salzsäure hatte sich das Bild nicht geändert. Nun erfolgte Zusatz von Methylgrün-Essigsäure" — — — es „färbten sich auch die Nukleolen ein wenig, bewahrten aber ihr gequollenes Aussehen".

Jörgensen (1913, S. 75) untersuchte ebenfalls Nukleolen verschiedener Eier. Die in Alkohol fixierten Objekte wurde in 7 bis 10 μ dicke Schnitte zerlegt; diese wurden von Paraffin befreit und in Pepsin unter Deckglas mit Wachsfüßchen gebracht, welches mit Wachsrand abgeschlossen wurde. Verdaut wurde bei Zimmertemperatur oder bei 37°. Manchmal verschwinden die Nukleolen bei Pepsinzusatz wegen ihres geringen Lichtbrechungsvermögens, treten aber nach Wasserzusatz wieder hervor. Folgendes sind die hauptsächlichen Resultate der Versuche: Piscicola-Ei, Pepsineinwirkung 48 Stunden bei 37°, wesentlich unverändert. Patella-Ei, ältere Eier, nach 40—50 Minuten die meisten gelöst. Patella-Ei, jüngere Eier, unter Umständen nach 48 Stunden nicht alle verdaut. Salamandra-Ei, Pepsinwirkung 10 Minuten, Randnukleolen völlig verdaut. Leuciscus-Ei, 3 Stunden, Randnukleolen meist verdaut. Tinca-Ei, 48 Stunden, Randnukleolen wenig angegriffen.

Zu beachten ist, daß die jüngeren Nukleolen widerstandsfähiger sind als die längere Zeit in dem Ei befindlichen, welche wohl länger durch Enzyme bearbeitet sind. Es scheint so, als ob die schwer in Pepsin verdaulichen Stoffe zuerst den Nukleolen entzogen würden.

Es kann also nach diesen Versuchen entweder die Menge eines in Pepsin relativ schwer verdaulichen Stoffes, der vorhanden ist oder durch Spaltung entsteht, in den verschiedenen Nukleolen verschieden groß sein, oder es können die durch Spaltung entstehenden Reste verschiedenartig und in Pepsin verschieden leicht löslich sein.

Verhalten des Nukleolus bei der Kernteilung. Im allgemeinen können die Nukleolen in ebenso verschiedenen Phasen der Kernteilung gelöst werden wie bei den Pflanzen. Nur ist zuerst zu betonen, daß in einem Fall in einem tierischen Ei (Jörgensen 1913, S. 57, Melamphaes, Oocyten), wie wir sahen, der Nukleolus schon vor der Kernteilung verschwand. Ferner ist noch hervorzuheben, daß nach der Teilung des reifen Eies von Myzostoma der Nukleolus noch bis zum Achtzellenstadium erhalten bleiben konnte. Wheeler (1895, S. 307) sagt darüber: „The nucleolus of the germinal vesicle remains in the cytoplasm as an inert

mass, gradually melting away, but not disappearing till about the 8-cell stage, when it may often be found in the largest blastomere. This blastomere, I believe, gives rise to the entoderm. Haecker has called attention to a similar persistence of the nucleolus in the egg of Aequorea (Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 40, 1892)".

Biologische Bedeutung. Wir sind auf Grund der an den Nukleolen der Pflanzen beobachteten Tatsachen zu folgenden Sätzen gekommen: Die Substanz der ergastischen Nukleolen ist ein Reservestoff, welcher ganz allgemein zum Betrieb eines jeden Protoplasten nötig ist. Es scheint, als würde das Kernkörperchen-eiweiß vorzüglich auch beim Wachstum des ganzen Protoplasten verwendet. Es ist nicht zu beweisen, daß der Nukleolus eine besondere Bedeutung als Nährstoff für die beim Kernteilungsprozeß mitwirkenden morphologischen Bestandteile der Zelle besitzt.

Gegen diese Sätze sagen für die tierischen Nukleolen bekanntgewordene Tatsachen nichts aus. Einige scheinen mir als Stützen derselben dienen zu können und seien deshalb hier angeführt.

Zuerst sei das Verhalten der Nukleolen in Sekretzellen erwähnt. Gurwitsch (1904, S. 192) sagt: „Die neueren Autoren, namentlich wiederum Garnier, Carlier und Launoy, wollen aber zum Teil im Anschluß an die älteren Befunde Heidenhain's eine viel direktere und vielseitigere Beteiligung des Kernes an der Sekretbildung gesehen haben; sie schildern vor allem die wichtige Tatsache, daß das Volumen der Kerne in ganz auffallender Weise, bei künstlicher Reizung der Drüsen (Pilokarpinisierung) bis auf das 5fache des ursprünglichen wachsen kann. Gleichzeitig nehmen auch seine Nukleolen an Volumen zu — — —". Der Kern speichert also anscheinend für die Arbeitsleistungen der Zelle große Mengen von Kernkörpercheneiweiß. O. Hertwig (1912, S. 46) sagt: „Auffallend und sehr bemerkenswert ist die außerordentlich starke Zunahme der Nukleolarsubstanz in allen Zellen, die stark wachsen und sich in einem lebhaften Stoffwechsel befinden, in den Eiern zur Zeit der Dotterbildung und in großen Drüsenzellen mit reichlicher Sekretbildung". Jörgensen (1913a, S. 172) zeigt auch, daß der Kern der Drüsenzellen von Piscicola während der steigenden Drüsentätigkeit die Nukleolen vermehrt, während bei der absteigenden Involutionsperiode Kern- und Nukleolarsubstanz abnehmen.

Über das Verhalten der Nukleolen beim Hungern macht Lukjanow eine Angabe (1897). Nach ihm nehmen beim Hungern die Nukleolen schneller an Größe ab als der Kern.

Auch die früher erörterte Tatsache ist hier anzuführen, daß die Nukleolen dotterarmer Eier allermeist ein relativ kleines, die dotterreicher ein relativ großes Gesamtvolumen besitzen. Kernkörpercheneiweiß wird danach anscheinend ebenso im Ei gespeichert wie die Eiweißkörper der ergastischen Eiweißante des Zytoplasmas des Eies.

Zum Schluß seien die wichtigsten Hypothesen über die biologische Bedeutung der Nukleolen, welche sich in der zoologischen Literatur finden, erwähnt.

Die Annahme, daß die Nukleolen Organe des Protoplasten seien, haben z. B. Flemming (1882, S. 162) und Leydig (1885) gemacht. Rohde (1903, S. 672) sagt: „Die Nukleolen — — — stellen ein dem Kern und dem Leib der Zelle gleichwertiges Organ der Zelle dar — — —". Albrecht (1899, S. 949) erscheint die Frage, ob die Nukleolen ein Organ der Zelle seien oder nicht, unwichtig.

Haecker (1899, S. 116) betrachtet die Nukleolarsubstanz als ein Sekret, Exkret, Abspaltungsprodukt des Stoffwechsels, die Nukleolen danach als ergastische Gebilde. Seine Begründung dieser unrichtigen Hypothese ist durchaus unzureichend. (Siehe auch Jörgensen 1913, S. 90). Rhumbler (1893), der die Binnenkörper (Nukleolen) der Foraminiferen behandelt und die der Gewebezellen von seinen Betrachtungen ausschließt (S. 329), sagt von den Binnenkörpern (S. 351): „Wenn die Binnenkörper, wie ich mit vielen andern Forschern im Einklang überzeugt bin, keine Organe des Zellkernes, sondern bloß einen vom Kern auf irgendeine Weise erzeugten, in sich selbst leblosen Stoff darstellen, der sich in mehr oder weniger vollständiger Weise zu einzelnen Portionen zusammengruppiert, so fragt es sich weiter, ob diese Anhäufungen etwa Nebenprodukte des im Kern vor sich gehenden Stoffwechsels vorstellen, oder ob ihnen im Kernleben eine weitere Aufgabe gestellt wird". Die erste Möglichkeit weist er zurück, von der zweiten meint er, „daß man sehr oft auf eine Wechselbeziehung zwischen Kern und Binnenkörper schließen" dürfe und sagt zuletzt: „Wie dem aber auch sei, immer ergibt sich hieraus für die Binnenkörper eine wichtige, wenn auch jedenfalls passive Rolle für die wechselnden Lebensaufgaben des Zellkernes".

Nach Korschelt (1891, S. 111), der über ältere Literatur referiert, sind die Nukleolen ergastischer Natur. Er sagt über sie: „Für die Auffassung der Rolle, welche er (der Kernkörper) dabei spielt, dürfte jetzt diejenige Ansicht überwiegen, welche im Kernkörper eine Anhäufung von Stoffen sieht, welche zur geeigneten Zeit wieder für den Aufbau des Kernes verwendet werden". „Ich muß nach meinen Erfahrungen, die an Eiern und anderen Zellen gemacht wurden, als zweifellos hinstellen, daß eine Auflösung der Nukleolarsubstanz stattfindet. Die Erklärung dieser Erscheinung fand ich darin, daß die Nukleolarsubstanz in und vielleicht auch außerhalb des Kernes zur Verwendung gebracht werden soll".

Die Meinung, daß die Nukleolarsubstanz gleichsam ein Reservestoff für den Aufbau des Kernes sei, ist wohl noch verbreitet. Im Einzelnen wird solchen Anschauungen auch widersprochen. Heidenhain (1907, S. 195) sagt: „Aber auch die Assimilation der Nukleolarsubstanz durch die Chromosomen halten wir für vollkommen ausgeschlossen". Jörgensen (1913, S. 91): „Viele Autoren haben ferner angenommen, daß die Nukleolen Speicher für Reservestoffe des Chromatins sind (z. B. Flemming 1882, Korschelt 1884, Rhumbler 1893, Hertwig, 1898 u. a.). Ob diese Annahme für somatische Untersuchungen gilt, wissen wir nicht, nach Angabe von Němec (1910) will es uns kaum so scheinen. Für die Eizellen ist sie sicher unrichtig". Brüel (1914, S. 865) sagt: „Ihre Bestimmung soll die eines Speichers für Stoffe zur Chromosomenbildung sein

— nicht recht wahrscheinlich, weil sie deren Bildung überdauern können (Metanukleus); — — —“

Wir haben schon die Annahme zurückgewiesen, daß sich Nukleolen an der Bildung der Chromosomen morphologisch beteiligen können. Die Meinung, daß die Nukleolen gelöste Stoffe zum Aufbau der Chromosomen abgäben, ist nicht bewiesen, aber auch nicht sicher zu widerlegen. Literatur über diese Fragen findet man bei Korschelt und Heider (1903, S. 542), bei Heidenhain (1907, S. 195).

Siehe über die biologische Bedeutung der Nukleolen auch meine kurze Zusammenfassung (Arthur Meyer 1917 a und b).

3. Kristallinische und gallertartige oder zähflüssig-kolloidale Kohlehydratante.

A. Die Stärkekörner der Pflanze.

a) Die Stärkekörner der Angiospermen.

Das Vorkommen der Stärkekörner im Pflanzenreich. Bei den Chloroplasten führenden Gewächsen ist die Fähigkeit zur Erzeugung von Stärkekörnern ganz allgemein verbreitet. Allermeist werden gewöhnliche, sich mit Jod blau färbende Stärkekörner erzeugt, selten sich mit Jod rot färbende oder Übergangsformen zwischen beiden Arten von Stärkekörnern. Hier, wie überall in diesem Abschnitt, sind, wenn wir von Stärkekörnern ohne weiteren Zusatz reden, die gewöhnlichen Stärkekörner gemeint.

Sehr allgemein finden wir die Fähigkeit, Stärkekörner zu erzeugen, verbreitet bei den Spezies der Angiospermen, die dann auch Stärkekörner in allen Organen bilden können. Angaben über das Vorkommen von Stärkekörnern in Samen findet man bei Nägeli (1858, S. 378 und 535), solche über Achsen der Bäume bei A. Fischer, (Bot. Zeitung 1888, S. 405; Pringsheim's Jahrb. 1890, S. 73), über Rhizome, Zwiebeln usw. bei Nägeli (1858), über Laubblätter bei Arth. Meyer (Bot. Zeitung 1873, S. 529) und über Pollenkörner weist Czapek (I. Bd. 1913, S. 489) Literatur nach.

Bei den Gymnospermen ist Stärkebildung sehr verbreitet, ebenso bei den Pteridophyten und Moosen.

Unter den grünen Algen sind viele stärkereich. Einige genauere Angaben findet man bei Oltmanns (1905, II. Bd., S. 147).

Außer bei den Chloroplasten führenden Pflanzen kommen Stärkekörner auch bei den Florideen vor.

Den Phaeophyzeen, Diatomeen, Zyanophyzeen, Pilzen und allen Tieren fehlt die Fähigkeit, Stärkekörner zu bilden.

Sich mit Jod rot färbende Stärkekörner sind bisher nur für Angiospermen und Florideen bekannt geworden. Ich habe 1886 (S. 324) eine Zusammenstellung der bis dahin für Angiospermen bekannt gewordenen Fälle gegeben. Nachzutragen sind noch der Arillus von Myristica (Tschirch, Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch. 1888, S. 138), Embryonen von Canna (Overhagen, Dissertat. Erlangen 1888), Knolle von Isopyrum biternatum (Mac Dougal, Minnesota, Bot. Stud. 1896) und Wurzelhaube von Allium cepa (Hušek, Bot. Zentralbl., Bd. 90, 1902).

Übergänge zwischen roten und blauen Stärkekörnern finden sich bei den Angiospermen öfter, sind jedoch oft wegen der Ähnlichkeit, welche die Jodreaktion der α-Amylose und des Amylodextrins besitzen, schwer festzustellen.

Die Stärkekörner der Florideen lassen wir zuerst unberücksichtigt und behandeln sie am Schluß dieses Kapitels.

Vorkommen in der Zelle. Die Stärkekörner, auch die mit Jod rot werdenden, entstehen nur in den Trophoplasten, deren Substanz sie Zeit ihres Bestehens allseitig vollkommen umschließt (Arth. Meyer 1895, S. 161). Winkler (1898) fand, daß fast alle ausgewachsenen, intakten Trophoplasten, sowohl Chloro-, als Leuko-, als Chromoplasten, der Angiospermen, die er prüfte, die Fähigkeit hatten, Stärkekörner zu erzeugen, wenn ihnen bei passender Temperatur passende lösliche Kohlehydrate in Lösungen passender Konzentration zugeführt wurden. Eine Ausnahme bildete z. B. Allium cepa. Vermutlich werden die Trophoplasten anderer Pflanzengruppen, welche Chloroplasten führen, sich ähnlich verhalten.

Makrochemie der Stärkekörner. Über die chemische Zusammensetzung der Stärkekörner sagte ich (1895, S. 2): „Von vornherein will ich darauf aufmerksam machen, daß in den gewöhnlichen Stärkekörnern außer Amylose und kleinen Mengen eines Spaltungsproduktes der Amylose, dem Amylodextrin, keine anderen Stoffe vorkommen. Die Amylose findet sich aber in zwei Modifikationen in den Stärkekörnern, einer bei 100 Grad in Wasser flüssig werdenden und einer, welche bei 100 Grad mit Wasser nicht flüssig wird. Um für alle Fälle wenigstens einen brauchbaren Namen zu schaffen, nenne ich die leichtlösliche Modifikation der Amylose β-Amylose, die schwerlösliche α-Amylose. Sollten sich die beiden Stoffe schließlich doch als chemisch verschieden herausstellen, so würde man für die leichtlösliche Substanz den Namen Amylose ohne weitere Bezeichnung beibehalten können".

Wir wollen, ohne zu behaupten, daß die beiden Körper in der Beziehung zueinander stehen, die ich für wahrscheinlich hielt, für die beiden sich sicher sehr nahestehenden Substanzen den Namen α- und β-Amylose beibehalten.

Die α-Amylose wurde hergestellt, indem ich 5 Gewichtsteile Stärkekörner mit 30 Gewichtsteilen Salzsäure von 1,56% Salzsäuregehalt 15 Stunden stehen ließ, dann bis 80 Grad erhitzte, bis Jod nur eine braune Färbung hervorbrachte. Die 4,3% Rückstand bestanden aus zarten doppelbrechenden Skeletten der Stärkekörner.

In kochendem Wasser ist die sich mit Jod kaum rötlich färbende so dargestellte α-Amylose unlöslich, ihre bei 136 Grad dargestellte Lösung zeigt dieselbe spezifische Drehung wie die der β-Amylose.

Beim Verquellen der Stärkekörner mit Natronlauge scheinen feinste Trichite von α-Amylose zurückzubleiben (S. 14, S. 21). In bei 100 Grad verquollenen Maisstärkekörnern konnte ich (1913, S. 38) die Kriställchen der α-Amylose ultramikroskopisch nachweisen.

Die β-Amylose ist selbst in Wasser von 30 Grad noch unlöslich. Ihre Kriställchen nehmen jedoch bei 60 Grad mehr als die Hälfte ihres Gewichtes an Wasser auf und verwandeln sich anscheinend in Tröpfchen einer zähflüssigen Lösung, welche kleiner sind als 0,1 μ. Diese aus den Einzelkriställchen der β-Amylose hervorgegangenen Tröpfchen sind einphasige, homogene, bei 100 Grad recht zähflüssige Gebilde, die man als Urtröpfchen bezeichnen kann. Ich habe die Lösung, aus welcher sie bestehen, wohl, um sie besonders zu charakterisieren, als „amylosige Wasserlösung“ bezeichnet (S. 15), als eine Lösung von Wasser in Amylose, selbstverständlich könnte man sie auch als eine zähflüssige Lösung von viel β-Amylose in wenig Wasser bezeichnen. Bei 100 Grad noch bilden die Urtröpfchen eine zusammenhängende Gallerte (S. 21), die aber durch Schütteln mit mehr Wasser von 100 Grad oder durch einfaches Erhitzen mit genügendem Wasser auf etwa 136 Grad zu einer kolloidalen Lösung, einem Sol, verteilt werden können (siehe Arth. Meyer 1913, S. 35). Die spezifische Drehung (α) dieser Lösung ist 198,1.

Es ist eine von Maquenne (Ann. de Chimie et de Physique (8) Bd. 2, 1904, S. 109) als „rétrogradation“ bezeichnete, von ihm (1904, S. 213) und von Maquenne, Fernbach et Wolff (Compt. rend. Bd. 138, 1904, S. 49) und Eug. Roux (Compt. rend. Bd. 140, S. 943) untersuchte Eigenschaft der kolloidal gelösten Amylose, beim Stehen mehr und mehr widerstandsfähig gegen Malzauszug und Säuren zu werden. Es beruht diese Erscheinung meiner Meinung nach auf der Eigenschaft der Tröpfchen der amylosigen Wasserlösung, langsam zu größeren Tröpfchen zusammenzufließen und Wasser auszustoßen. Es tritt also ganz oder teilweise ein, was Rothert 1897, S. 232) verlangte. (Arth. Meyer 1895, S. 17 und 1913, S. 45).

Wie gesagt, bestehen die gewöhnlichen Stärkekörner der Hauptmasse nach aus β-Amylose; α-Amylose ist weniger darin enthalten und, nach der Jodreaktion zu schließen, sind, vielleicht vorzüglich bei den Übergangsformen zwischen den gewöhnlichen und den sich mit Jod rot färbenden Stärkekörnern, auch kleine Mengen von Amyloerythrin und Amylodextrin vorhanden, welch' letzteres übrigens Bütschli (1904, S. 451) in sehr kleinen Mengen aus Arowroot- und Kartoffelstärke erhielt. Amyloerythrin, welches zuerst Bütschli richtig erkannt hat (siehe auch Arth. Meyer, Erstes mikr. Prakt., 2. Aufl. 1907, S. 175, Anm. 3), bildet die Hauptmasse der durchaus kristallinischen, sich mit Jod rot färbenden Stärkekörner. Es harrt noch einer genaueren makrochemischen Untersuchung. Bütschli gibt folgende charakteristische Eigenschaften desselben an: Es läßt sich aus der wässerigen Lösung durch Ausfrieren nicht abscheiden wie β-Amylose. Es wird durch Alkohol aus wässeriger Lösung im Tröpfchen gefällt. Gerbsäure fällt es. Bleiessig fällt nicht. Jod färbt purpurrot. Es reduziert Fehling's Lösung nicht. Außer Amyloerythrin scheinen auch nach Bütschli's (1904, S. 454) Untersuchungsresultaten Spuren von α-Amylose darin vorhanden zu sein und vielleicht auch etwas Amylodextrin (S. 450).

Ich habe mir das Amyloerythrin noch einmal selbst angesehen und es mit Amylose, Amylodextrin (über welches ich Genaueres

in meinen Untersuchungen über die Stärkekörner, S. 27 mitteilte), und tierischem Glykogen verglichen.

Ich kochte 0,5 g Klebreisstärke mit 100 g Wasser 10 Minuten lang, ließ die Masse 12 Stunden stehen, goß durch Watte und filtrierte das Durchgelaufene. Der Trockenrückstand des Filtrates wurde bestimmt und danach aus dem Filtrat eine 0,5proz. Lösung hergestellt. Ich bereitete ferner gleich starke Lösungen von β-Amylose, reinem, von Külz hergestellten Leberglykogen, reinem kristallisierten Amylodextrin und verglich die in folgender Tabelle angeführten Eigenschaften aller dieser Lösungen miteinander. Ich habe dann noch die Zahlen für die spezifische Drehung der Substanzen hinzugefügt, wie sie in der Literatur angegeben sind.

	Amylose	Amyloerythrin	Leber-Glykogen	Amylodextrin
Aussehen	Schwach trübe	Schwach trübe	opaleszierend	klar
Ultramikroskop.	Ähnlich wie Amyloerythrin, aber hellglänzend. Partikel tröpfchenförmig, größer u. heller glänzend	Diffus aufhellend, viele größere, unregelmäßig gestaltete, hellglänzende Teilchen	Wie Amylodextrin	Diffus aufhellend und sehr feine, dichtgedrängte Lichtpünktchen
Tanninlösung, 10proz.	Sich leicht absetzender Niederschlag	Lange suspendiert bleibender Niederschlag	Schwächerer, länger suspendiert bleibender Niederschlag	Klar bleibend
10 ccm 0,5proz. Lösung mit 15 Tropfen Jodjodkalium versetzt	Lösung tiefblau	Am intensivsten rot, etwas violettstichig, etwas trübe	Schwächste braunrote Färbung, klar	Zweitintensivste, braunrote Färbung, klar
Gleich wirkende Schichtendicke d. vorhergenannten mit Jod gefärbten Lösung		1 ccm	7 ccm[1])	2,7 ccm
(α) D	198,1°	?	196,57°	193,4°

Das Amyloerythrin fällt durch Alkohol in größeren Tröpfchen aus als das Glykogen, auch seine Lösung ist zäher als die des Glykogens. Behandelt man aber das Amyloerythrin ähnlich wie man das Glykogen bei der Darstellung behandelt, so wird es dem Glykogen äußerlich und in seiner Lösung viel ähnlicher. Ich verfuhr folgendermaßen: 1 g Klebreisstärke wurde mit 200 ccm Wasser 10 Minuten gekocht, eine Nacht absetzen gelassen, durch Watte

[1]) Ich erhielt später noch ein Präparat von Merck, welches einen sehr guten Eindruck machte und frischer war. Als ich 30 ccm einer 0,025 proz. Lösung mit 6 ccm Jodjodkalium versetzte, erhielt ich für die gleiche Färbung die Zahlen: Glykogen 5,8 ccm, Amylodextrin 3 ccm.

gegossen, mit 2 g Ätzkali langsam bis auf 60 g im Kolben eingekocht, auf 100 g verdünnt, mit Essigsäure (30%) neutralisiert und mit 2 Vol. 95 proz. Alkohol gefällt. Die Fällung wurde mit 50 ccm Wasser gelöst und mit 200 ccm absolutem Alkohol niedergeschlagen. Der Niederschlag wurde abfiltriert und über Kalk getrocknet.

So blieb nun ein äußerst feines, weißes Pulver, welches sich in Wasser wie Glykogen löste.

Das Amyloerythrin ist in den sich mit Jod rot färbenden Stärkekörnern im kristallisierten Zustand enthalten und wird sich bei der Lösungsquellung verhalten wie Amylose.

Wenn man die Lösung des Amyloerythrins mit Baryt fällt, filtriert und mit Jodjodkalium versetzt, so tritt eine schwache Jodfärbung ein, welche von Spuren von Amylodextrin, aber auch von der gelösten Barytverbindung des Amyloerythrins herrühren könnte.

Das Amylodextrin habe ich eingehend in meinen „Untersuchungen über Stärkekörner“ (S. 27) besprochen.

Die sich mit Jod rot färbenden Stärkekörner sind nochmals genau makrochemisch zu untersuchen. Wie ich zu Schimoyama's Arbeit stehe, habe ich früher (1887, S. 172) auseinandergesetzt; Tanaka's Arbeit (Journ. Industr. and Endin. Chem. 1911, S. 823) habe ich nicht einsehen können.

Meine Auffassung über die Zusammensetzung der gewöhnlichen Stärkekörner ist durch neuere Forschungen nicht widerlegt oder verbessert worden. Eine Zusammenstellung der erschienenen Arbeiten findet man bei Géza-Zemplén (1911, S. 115) im zweiten Band von Abderhalden's Biochemischen Handlexikon. Von den dort genannten Arbeiten brauche ich nur die von L. Maquenne und seiner Schule zu besprechen, deren Resultate oft, kritiklos, (z. B. Pringsheim 1914, S. 278) als richtig anerkannt werden. Maquenne ging von der Tatsache aus, daß die Stärkekörner quellungsfähig sind, die sogenannten „künstlichen Stärkekörner“, von denen wir nachher reden werden, nicht und schloß daraus, daß eine chemische Substanz in den Stärkekörnern der Pflanze vorhanden sein müsse, welche die Verkleisterung bewirke. Er meint (Maquenne et Roux 1905, S. 1303): „L'amidon naturel est une mélange d'amylocellulose et d'une matière mucilagineuse non amylacée“. Er konnte allerdings die hypothetische Substanz, die sie 1905 (ebenda, S. 1305) Amylopektin genannt hatten, 1906 (Maquenne et Roux, S. 213) noch nicht herstellen und suchte nur ihre Eigenschaften abzuleiten aus dem Vergleich der natürlichen mit den künstlichen Stärkekörnern. Es war Frau Gatin-Gruzewska (1908, S. 540) vorbehalten, eine Methode der Darstellung des Amylopektins zu erfinden. Gruzewska (auch 1912, S. 9) läßt in 450 ccm Wasser und 15 ccm NaOH — 10 g mit 100 ccm Wasser angerührte Kartoffelstärke einrühren und dann noch 1 Vol. Wasser hinzugeben. Sie läßt mit Essigsäure neutralisieren, wieder 1 Vol. Wasser hinzugeben, 24 Stunden absetzen und mit Wasser waschen. Es werden so 40 bis 45% der Stärke an Amylopektin gewonnen. Dieses besteht meiner Meinung nach aus den durch Verwandlung der Amylosekriställchen in Tröpfchen amylosiger Wasserlösung zu

Blasen verquollenen Stärkekörnern, von denen sich andere Tröpfchen der amylosigen Wasserlösung losgelöst haben, die mit der großen Wassermenge eine kolloide Amyloselösung lieferten. Die Blasen enthalten, abgesehen von mehr oder weniger Natron, hauptsächlich die α-Amylose in Kriställchen, und die in amylosige Wasserlösung verwandelte β-Amylose in geringer Menge. Es gibt also danach kein Amylopektin. Über Beijerinck (Kon. Akad. v. Wetsch. te Amsterdam, Wis — en Natuurk. Afd. 24, 240) wage ich ohne Nachuntersuchung kein Urteil zu fällen. Als ein Beispiel für unrichtige Arbeiten neueren Datums kann auch die von E. Jentys (1907) dienen. Neuere Arbeiten, welche in die chemische Konstitution der Amylose einzudringen versuchen, findet man bei Pringsheim (1915) aufgeführt. Zu ihnen ist zu bemerken, daß man durch biologische Verarbeitung von Stärke durch Bakterien Körper bekommen kann, welche durchaus eine von der verarbeitenden Substanz abweichende chemische Konstitution be-

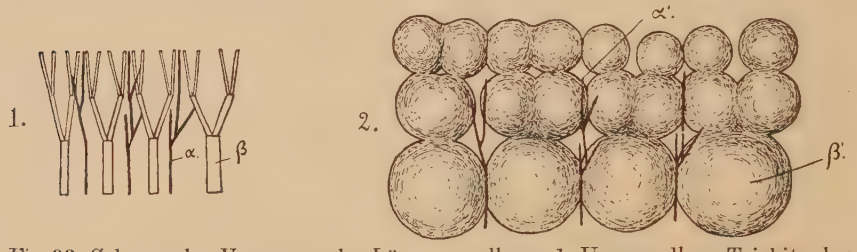


Fig. 93. Schema des Vorganges der Lösungsquellung. 1. Ungequollene Trichite der α- und β-Amylose; 2. Intakte Trichite der α-Amylose zwischen Tröpfchen der zur kolloidalen Lösung gewordenen Trichiten der β-Amylose.

sitzen. So bildet ja z. B. auch die höhere Pflanze aus Laevulose oder Lactose Stärke.

Mikrochemie der Stärkekörner. Kaltes Wasser: Die im Trophoplasten liegenden gewöhnlichen Stärkekörner enthalten ungefähr 50% Wasser (S. 119[1]), welches in den Hohlräumen zwischen den Kriställchen liegt. Beim Austrocknen bei Temperaturen unter 30 Grad verlieren die Stärkekörner Wasser und schrumpfen entsprechend dem Wasserverlust zusammen. Beim Zusatz von kaltem Wasser schwellen sie wieder (Porenquelluug — siehe Arth. Meyer, Erst. mikroskop. Prakt., 3. Aufl. 1905, Anm. 5, S. 210), doch schwellen sie nicht ganz zu der Größe auf, welche sie in der Zelle besaßen. Vielleicht spielt bei der Porenquellung auch eine Aufnahme von etwas Wasser in die Trichite, die Bildung einer festen Lösung, eine gewisse Rolle.

Wasser von 60 bis 100 Grad:

Heißes Wasser verwandelt die unter 0,15 dicken, wohl kaum 0,2 lang werdenden Trichite der β-Amylose in Tröpfchen der amylosigen Wasserlösung, während die Trichite von α-Amylose intakt bleiben, wie es das Schema Fig. 93 darstellt.

Bringt man ein Tröpfchen Wasser auf einen Objektträger, setzt sehr wenig, am besten zentrisch geschichtete, Stärke-

[1]) Die Seitenzahlen ohne Jahreszahl beziehen sich stets in diesem Kapitel auf Arthur Meyer, Untersuchungen über die Stärkekörner (1895).

körner hinzu und erhitzt zum Sieden, so kann man die sukzessiven Stadien der „Lösungsquellung“ (S. 129) beobachten, welche in Fig. 94 dargestellt sind. Dabei verwandeln sich die Trichite der β-Amylose in Tröpfchen zähflüssiger Lösung, und die Trichite der α-Amylose bleiben erhalten und teilweise im Zusammenhang. Zuletzt bildet sich ein dünnwandiger Sack, wobei die Amylosetröpfchen durch Wasseraufnahme größer geworden sind.

Im Ultramikroskop (Kardoidkondensor nach Siedentopf, Immersion 1/7 Zeiß. Komp.-Okular 12) zeigen die Blasen, die am besten in der unter „Speichelreaktion“ beschriebenen Weise dargestellt worden sind, wenn man einen optischen Schnitt durch die Blasenwand betrachtet, dickere oder dünnere helleuchtende Schichten (Amylose), welche mit nur diffus aufhellenden Schichten (Urtröpfchen der Amylose) wechseln. Von oben gesehen sieht man in eine diffus aufhellende Masse Körnchen verschiedener Größe und Form eingelagert, welche stark aufleuchten, die Fetzen der Trichitenschichten der Amylose.

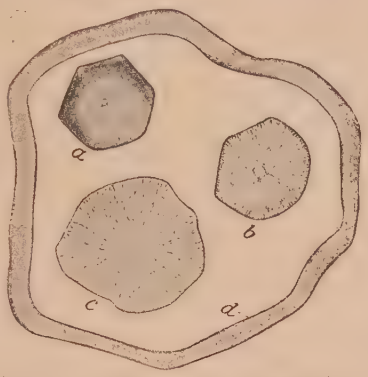


Fig. 94. Sukzessive Quellungsstadien eines gewöhnlichen Stärkekornes aus dem Endosperm von Sorghum vulgare. *a* ungequollenes Korn. *c* drittes Quellungsstadium, in dem noch nicht alle Trichiten zu zähen Tröpfchen geworden sind und indem das Korn im Polarisationsmikroskop das Kreuz noch zeigt. *d* Korn, welches völlig in Lösungsquellung übergegangen ist.

Benutzt man sich mit Jod rot färbende Stärkekörner aus dem Klebreis und erhitzt sie mit Wasser auf dem Objektträger, so bilden sich substanzarme Blasen, und es geht mit Jod rot färbbare Substanz in Lösung.

Jodjodkalium (S. 23, 82); 0,5 g Jodkalium, 2,0 g Jod werden mit wenig Wasser zerrieben, dann wird zu 100 ccm verdünnt: Man läßt über dem Jod stehen und bringt bei der Reaktion einige Körnchen Jod mit zum Objekt. Die Jodfärbungen sind keine spezifischen Erkennungsmittel für die Kohlehydrate der Stärkekörner. So färben sich z. B. einige Membrankohlehydrate, ferner Saponarin, Cholalsäure wie β-Amylose blau, aber bei immer gleicher Methode der Ausführung der Reaktion kann doch Jod bei der Erkennung und Unterscheidung der Stärkekorn-Kohlehydrate gute Dienste leisten. Die blaue Färbung, die man bei Zusatz des Reagens zu intakten oder mit wenig Wasser verquollenen Stärkekörnern erhält, beruht nicht auf der Bildung einer Jodverbindung (siehe: Küster, Über die blaue Jodstärke und die molekulare Struktur der „gelösten“ Stärke; Liebig's Annalen der Chem., 283. Band, 1894, S. 360), sondern auf der Bildung einer kolloidalen Lösung des Jod in den Tröpfchen der β-amylosigen Wasserlösung oder, bei den intakten Stärkekörnern, auf einer Adsorption des Jod auf der ungemein großen Oberfläche der Trichitenschichten der β-Amylose, bei welcher sich das Jod in demselben Grad der Dispersion befindet wie bei seiner Lösung in der amylosigen Wasserlösung. (Siehe Harrison, Zeitschr. Koll.

Chem. Bd. 9, 1911, S. 5; Barger und Field, Journ. Chem. Soc. Bd. 101, 1912, S. 394).

Ähnlich wird es sich voraussichtlich auch mit den Rot- und Braunfärbungen verhalten, welche Jodjodkalium mit anderen Bestandteilen der Stärkekörner liefert, nur wird der Dispersionsgrad des Jod jeweils ein anderer sein.

α-Amylose färbt sich im kompakten Zustand nur schwach braunrötlich, im Trichitenzustand der Stärkekornschichten intensiv braunrot.

β-Amylose färbt sich in den kristallinischen Schichten der Stärkekörner und in Lösung blau.

Amyloerythrin färbt sich in beiden Fällen rot.

Amylodextrin färbt sich in großen Kristallen nicht, in zarten feintrichitischen Sphäriten und in Lösung rotbraun.

Gewöhnliche Stärkekörner, z. B. Maisstärke, färben sich demnach, weil sie fast nur aus Amylose bestehen, mit nicht zu viel Jodjodkalium rein blau. Erhitzt man die Körner auf dem Objektträger mit wenig Wasser, so daß die Urtröpfchen der Amylose nicht weggespült werden, so färben sich die kleinen Blasen mit nicht allzuviel Jod rein blau; setzt man viel Jodjodkalium hinzu, so wird die Färbung durch gleichzeitiges Auftreten einer Braunrotfärbung unrein. Den Grund erkennt man leicht, wenn man sich Blasen durch Kochen von 1 g Stärke (Kartoffel- oder Maisstärke) in 1000 g Wasser herstellt und sofort zur Jodreaktion benutzt. Die β-Amylose wird dann teilweise weggeschwemmt und bildet eine mit Jod blau werdende kolloidale Lösung. Die Blasen bestehen aus α-Amyloseschichten, verbunden durch β-Amylose-Urtröpfchengallerte und färben sich mit etwas mehr Jod braunrot, mit äußerst wenig Jod, welches zuerst von der Amylose gelöst wird, schwach violett.

Die mit Jod rein rot werdenden Stärkekörner der Rasse von Oryza sativa, welche man Klebreis nennt, färben sich mit Jodjodkalium, auch bei geringem Zusatz des Reagens zu den im Wasser liegenden Körnern, rein rotbraun, bei kaum merkbaren Spuren des Jodzusatzes nur kaum merkbar bläulich. Setzt man reine Jodjodkaliumlösung zu, so verquellen die Körner zu rotbraunen Blasen.

Chloraljod; mit Jod gesättigte Lösung von 5 g Chloralhydrat in 2 g Wasser; bei der Reaktion einige Körnchen Jod beizufügen:

Gewöhnliche Stärkekörner verquellen in dem Reagens langsam und färben sich rein blau, ohne daß in das Reagens eine Spur der Amylose übergeht.

β-Amylose färbt sich blau mit dem Reagens, Amylodextrin färbt sich nicht; auch die Lösung von Amylodextrin in dem Reagens nimmt keine rote Farbe an.

Die mit Jod rein rot werdenden Stärkekörner des Klebreises verquellen sofort, ohne daß sich die entstehenden Blasen färben. Auch das Reagens bleibt völlig ungefärbt. Wenn man Wasser nachträglich zusetzt, so tritt keine Veränderung ein.

Amylodextrin löst sich auch ohne Färbung in Chloraljod und die Färbung verändert sich auch bei Wasserzusatz nicht.

Chromsäure, 10proz. Lösung: Werden gewöhnliche Stärkekörner 24 Stunden mit dem Reagens behandelt, so verlieren sie die Quellbarkeit und es färbt sich mindestens die halbe Zahl nur noch bräunlich mit Jod (Harz 1906).

Filtrierter, frischer Speichel: Intakte gewöhnliche Stärkekörner werden durch filtrierten Speichel, bei gewöhnlicher Temperatur erst nach ungefähr 10 Stunden in bemerkbarer Weise angegriffen (S. 97, 287). Durch Eintragen von 0,1 g mit etwas kaltem Wasser angerührter Stärke in 100 g siedendes Wasser und 2 Minuten Kochen bereitete Blasen werden unter Deckglas durch Speichel augenblicklich gelöst.

Die sich mit Jod rot färbenden Stärkekörner werden etwa doppelt so schnell angegriffen als die gewöhnlichen Stärkekörner (Arth. Meyer 1886, S. 348). Blasen der verquollenen Stärke lösen sich augenblicklich.

Farbstoffe. Gewöhnliche Stärkekörner nehmen die verschiedenen Farbstoffe sehr verschieden schnell auf. Fischer (1905) brachte Stärkekörner einige Stunden bis Wochen in schwache (1 : 10000) Lösungen der Farbstoffe. Er fand z. B.:

Nicht eindringend: Karmin, Kongorot, Anilinblau;

Langsam eindringend und wenig färbend: Fuchsin, Eosin, Korallin, Methylenblau;

Schnell eindringend und stark färbend: Fuchsin, Neutralrot, Safranin, Gentianaviolett, Jodgrün.

In 15 Sekunden wurde ein Stärkekorn von dem eindringenden Farbstoff durchtränkt, wenn es in Fuchsinlösung 1 : 100000 lag.

Metachromrot G „Agfa“ empfiehlt Blunck (Zeitschr. f. Mikroskop. 1914).

Es gelingt, Farbstoffe oder andere Stoffe, die in das Stärkekorn eingedrungen sind, in den porösesten Schichten, welche die größten Mengen der eingedrungenen Lösungen enthalten, in besonders reichlicher Menge niederzuschlagen und so die porösesten Schichten deutlicher zu machen. Färbt man erst mit Methylviolett und behandelt die Körner dann mit einer schwachen Lösung von Kalziumnitrat, so sieht man den Farbstoffniederschlag besonders in den lockersten Schichten auftreten (S. 119). Ähnliches erreicht man mit Eisenchlorid und Blutlaugensalz (S. 120) oder Silbernitrat und Kochsalz (Correns, siehe S. 120).

Sogenannte künstliche Stärkekörner. Gebilde, welche den Stärkekörnern in einigen Punkten äußerlich gleichen und deshalb fälschlicher Weise als künstliche Stärkekörner bezeichnet wurden, sind vielfach hergestellt worden. Jaquelin beschrieb sie schon 1840 als „granules d'amidon ou de fécule“. Dann haben Bütschli (über die Herstellung von künstlichen Stärkekörnern oder von Sphärokristallen der Stärke; Verh. d. naturh. mediz. Ver. zu Heidelberg, N. F., 5. Bd. 1896 und ebenda 1897, S. 460, zuletzt 1904, S. 496), und ebenso Rodewald und Kattein (Sitzb. d. A. d. W. zu Berlin 1899, S. 628; Zeitschr. f. physiol. Chemie 1900, 33, 5) solche Stärkekörner hergestellt und Maquenne et Roux (1906, S. 181) und

Roux (1905, S. 441) die von ihnen erhaltenen als „amidon artificiel“ beschrieben.

Ich (Bot. Zeit. 1896, S. 329) habe mich schon über Bütschli's und (Bot. Zeit. 1899, S. 372) über Rodewald's künstliche Stärkekörner kritisch ausgesprochen, auch das Thema nochmals eingehend in Anm. 6 meines Erst. mikrosk. Praktikums (2. Aufl. 1907, S. 177) abgehandelt. Das dort gesagte trifft auch im Wesentlichen auf Maquenne's und Roux's Arbeiten zu.

Die „künstlichen Stärkekörner“ sind keine Sphärite, sondern sie sind im frischen, wasserreichen Zustand zähflüssige Tropfen, im getrockneten Zustand feste amorphe Kugeln, welche durch Zusammenkleben und Zusammenfließen aus den ungemein kleinen Tröpfchen der amylosigen Wasserlösung (Hydrohyltröpfchen) entstanden und deshalb auch zum Teil porös sind. Ich habe ihre ultramikroskopische Struktur genau an den Kugeln der Kugelgallerte studiert (1913, S. 20, Fig. 2 u. 3). Je nach der Darstellungsweise enthalten die künstlichen Stärkekörner der verschiedenen Autoren außer Amylose noch Abbauprodukte der Amylose, welche vorzüglich bei Bereitung der kolloidalen Amyloselösung dann entstehen muß, wenn man nicht für völlige Neutralhaltung derselben sorgt.

Der Bau der Stärkekörner. Ich (1895, S. 116 u. f.) habe zu zeigen versucht, daß sich die Stärkekörner wie Sphärokristalle anderer Kohlehydrate verhalten, und führte folgende Punkte als Beweis dafür an:

a) Die Stärkekörner sind ebenso porös wie Sphärokristalle des Amylodextrins, deren Trichite nicht mehr einzeln zu erkennen sind. Ihre Porosität ist so groß, daß sie ungefähr 40% Glyzerin aufnehmen.
b) Die Stärkekörner zeigen wie die Sphärite des Amylodextrins Porenquellung.
c) Die Stärkekörner schrumpfen wie die feintrichitischen Sphärokristalle des Inulins beim Austrocknen.
d) Wie sehr feintrichitische Sphärokristalle sind die Stärkekörner durch sehr feine Striche, welche die Schichten annähernd senkrecht durchsetzen, gestreift.
e) Die Stärkekörner sind wie Amylodextrin-Sphärokristalle, die unter wechselnden Verhältnissen wuchsen, geschichtet.
f) Zentrisch geschichtete Stärkekörner verhalten sich in optischer Beziehung wie kugelförmige Sphärite des Amylodextrins, d. h. so, als seien sie aus wesentlich radial gestellten Trichiten aufgebaut, welche gerade auslöschen und deren kleinere optische Elastizitätsachse in die Längsrichtung fällt.
g) Die Form der Schichten wachsender Stärkekörner steht in gleichem Zusammenhang mit der Zufuhr von Kristallisationsmaterial wie die Schichtung wachsender Sphärite.

Die Stärkekörner dürfen danach als Sphärokristalle bezeichnet werden. Diese Betrachtungsweise hat sich allgemein Bahn gebrochen, nur ein paar Forscher haben in ihren Arbeiten anderes behauptet, aber nichts davon ist stichhaltig. Ich will nur einige Worte darüber sagen.

Hugo Fischer's Arbeit (1898) habe ich (Erstes mikrosk. Prakt., 2. Aufl. 1907, S. 174) schon früher besprochen. Fischer ist der Meinung, daß die Stärkekörner wie Inulinsphärite gebaut seien, bildete sich aber eine unrichtige Vorstellung über den Bau dieser Sphärokristalle. Czapek (1913, S. 403) schließt sich unkritischer Weise an Fischer an und kommt z. B. zu folgendem diktatorischen Ausspruch: „Diese zuletzt von A. Meyer verfochtene Anschauung von den Polarisationserscheinungen an Stärkekörnern ist jedoch definitiv aufzugeben, da in jedem kolloidalen Gel-Agregat, in welchem die Spannungsverhältnisse symmetrisch verteilt sind, das gleiche Bild zustandekommen muß". Wir wissen, daß mit solchen Spannungsverhältnissen die optischen Eigenschaften der Stärkekörner nichts zu tun haben. Ferner sagt er: „Zugunsten der Theorie vom kristallinischen Aufbau der Stärkekörner wurden weiter die radialtrichitischen Strukturen verwertet, die mitunter schon in frischen Amylumkörnern angedeutet sind. — Doch werden derartige Radialstrukturen, die sich bis zum Auftreten feiner Sprünge steigern, keinem erstarrten Gel fehlen." Der letzte Satz ist unrichtig und wenn er richtig wäre, so würde man doch daraus, wie schon Fischer selbst betonte (1898, S. 77; 1902, S. 235), die zonenweise Entstehung der Sprünge nicht erklären können.

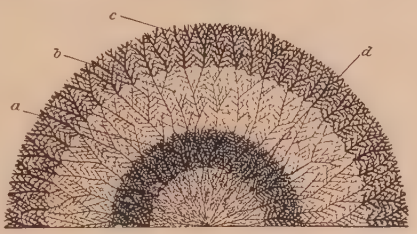


Fig. 95. Schema des Baues eines aus Trichiten aufgebauten Stärkekornes.

Wir müssen uns sonach den inneren Bau eines kugelförmigen, zentrisch geschichteten Stärkekorns ungefähr so vorstellen, wie es in Fig. 95 dargestellt ist. Es besteht aus miteinander verwachsenen, büschelig verzweigten Trichiten (S. 105). Wie bei allen Sphäriten wird auch bei den Stärkekörnern die Schichtung erkennbar gemacht: 1. durch verschieden dichte Stellung der Trichite, 2. durch verschiedene Länge der Trichite, 3. durch verschiedene Dicke der Trichite, 4. durch verschieden reiche Verzweigung der Trichite, (S. 107). Die so durch verschiedenartige Ausbildung der Kriställchen in wechselnden Lagen hervortretenden Schichten der Stärkekörner sind dann verschieden stark lichtbrechend, verschieden kräftig radial gestrichelt (S. 121; siehe unsere Fig. 96), verschieden porös (S. 120; S. 124), auch gegen Reagentien verschieden widerstandsfähig (S. 122; S. 124). Selbstverständlich sind die am schwächsten lichtbrechenden Schichten auch die porösesten oder lockersten (S. 128). Nach Makrochemie und Mikrochemie zu urteilen, bestehen (S. 122) die Kriställchen der gewöhnlichen Stärkekörner hauptsächlich aus β-Amylose, Kriställchen aus α-Amylose sind seltener. Ob Mischkristalle dieser sich nahe stehenden Kohlehydrate am Aufbau der Schichten teilnehmen, lasse ich dahingestellt (S. 116). Die chemische Zusammensetzung der verschiedenen Schichten kann ungleich sein (S. 125). Die sich mit Jod intensiv rein rot-braun färbenden Stärkekörner bestehen anscheinend hauptsächlich aus Amyloerythrin, doch enthalten sie sicher auch α-Amylose.

Mein Schüler Henry Kraemer hat, wie ich schon früher berichtete (Erst. mikrosk. Prakt., 2. Aufl., 1907, S. 175) in einer referierenden Notiz (The structure of the starch grain; Botanical Gazette, Vol. 34, 1902, p. 341), die einer eingehenden Besprechung nicht wert ist, die Vermutung ausgesprochen, es spiele neben α-Amylose und β-Amylose auch kolloidale Lösung der Amylose eine Rolle bei der Schichtenbildung. Das anzunehmen liegt sehr nahe, kann aber aus dem Verhalten der Schichten gegen Jod und gegen Farbstoffe, wie Kraemer will, durchaus nicht erschlossen werden; sicher ist, daß irgendwie bemerkbare Mengen von kolloidaler Lösung der Amylose nicht in den weniger dichten Schichten vorkommen, denn wäre das der Fall, so würden die Schichten z. B. unter Umständen durch Diastase und Speichel sowie durch verdünnte Säuren in der Kälte viel schneller angegriffen werden und sich zwischen den Nikols ganz anders verhalten als die ersteren.

Fig. 96. Besonders deutlich radial gestricheltes Stärkekorn aus einer Kartoffel.

Das Wachstum der Stärkekörner. Die Stärkekörner entstehen und wachsen nur in den Trophoplasten. Die Trophoplastensubstanz ist eine optisch homogene Flüssigkeit, welche an den Stärkekörnern adhärierend, diese völlig umschließt (S. 162; siehe auch Salter 1898, S. 129). Einzelne Angaben, daß Stärkekörner im Zytoplasma wachsen können, wie z. B. die von Griggs (1912) sind wohl dadurch zustande gekommen, daß die Trophoplasten nicht erkannt wurden.

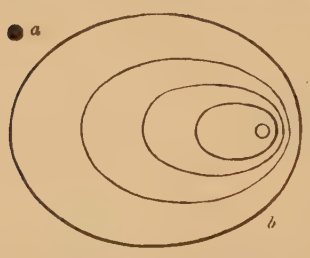


Fig. 97. Leukoplast und Stärkekorn von Adoxa bei 600facher Vergrößerung.

Die Dicke der Trophoplastenschicht muß dabei unter Umständen sehr dünn werden. Mißt man einen stärkefreien Trophoplasten und ein ausgewachsenes Stärkekorn von Adoxa (Fig. 97), so ergeben sich folgende Verhältnisse. Wenn sich die Substanz des kugelförmigen Trophoplasten auf dem Stärkekorn gleichmäßig verteilte, so würde die Dicke der Schicht nur $^1/_{100}$ der Länge einer halben Lichtwelle mittlerer Wellenlänge betragen (S. 165), die Schicht würde alsdann im bestgefärbten Zustand unsichtbar sein. Aber bei zahlreichen großen Stärkekörnern, welche in verhältnismäßig großen Trophoplasten wachsen, läßt sich nachweisen, daß sie durchaus von der Substanz der Trophoplasten umhüllt sind. In Fig. 98 ist ein solcher Fall dargestellt.

Selbstverständlich sind die Trophoplasten immer im Zytoplasma eingebettet, und wenn Stärkekörner in Zellen mit großer Zentralvakuole wachsen, so treten sie, umhüllt von dem Trophoplasten und dem Zytoplasma, tief in die Zentralvakuole hinein vor, ähnlich wie Oxalatkristalle, die aber dann nur vom Zytoplasma umhüllt sind (siehe Fig. Q, Taf. IX).

Überall gleichmäßig in der homogenen, flüssigen Trophoplastensubstanz wird nun Kristallisationsmaterial für die Stärkekörner (z. B

Amylose) durch Kondensation gebildet und sofort zum Aufbau der Kriställchen der Stärkekörner verbraucht. Die Folge davon ist, daß bei ungleicher Dicke der Trophoplastenschicht, die das Stärkekorn umhüllt, das Stärkekorn da, wo die Schicht am dicksten ist auch am stärksten wächst. Deshalb ist auch die Form eines in dem Trophoplasten wachsenden Stärkekorns abhängig von der Gestalt, welche der Trophoplast z. B. unter dem Druck des Zytoplasmas annimmt (S. 172) oder infolge der Adhäsion an einem Einschluß, wie z. B. einem Eiweißkristall. Wenn mehrere Stärkekörner in einem Trophoplasten wachsen, so flachen sie sich wie alle Sphärokristalle unter gleichen Umständen gegenseitig ab, wie es in Fig. 99 dargestellt ist.

Fig. 98. Links Stärkekorn aus Pellionia Daveauana mit Chloroplastenumhüllung. Rechts der Chloroplast allein.

Da die Stärkekörner Sphärokristalle sind, so müssen sie geschichtet werden, wenn die Zufuhr des Kristallisationsmaterials sich periodisch vermehrt oder vermindert. Ein solcher Wechsel wird in den Trophoplasten sehr häufig eintreten, da eine Zelle von vielen Korrellationsreizen abhängig ist, die von wachsenden, Reservestoffe speichernden und atmenden Zellen und Organen ausgehen, und denen entsprechend die Kondensationsarbeit und die Enzymarbeit in dem Trophoplasten oft sprunghaft wechseln wird. Überhaupt wird jeder periodische Wechsel der Ursachen, welche die Gestalt, die Verwachsung, die Art der Anordnung, die Chemie der die Sphärite zusammensetzenden Kriställchen bedingt, eine Schichtung der Stärkekörner herbeiführen. Und solcher Ursachen gibt es zweifellos ungemein verschiedene. Ich erinnere nur an den Einfluß der Temperaturschwankungen, an die Ausscheidung von Stoffen in die Mutterlauge, welche die Lösungsverhältnisse usw. des Kristallisationsmaterials verändern können oder an Konsistenzänderungen der Trophoplastensubstanz.

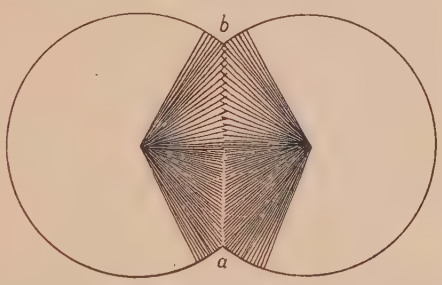


Fig. 99. Zwei sich im Wachstum hindernde Sphärokristalle. Schema nach scheibenförmigen Sphärokristallen des Mannits gezeichnet.

Ob beim Wachstum, bei vollkommenem Fehlen äußerer, Schichtung bedingender Ursachen, durch „innere Rhytmen“ Schichten entstehen können, weiß man nicht. Ich habe es früher (S. 115) für wahrscheinlich gehalten, und es könnte ja immerhin unter bestimmten Bedingungen, z. B. beim Wachsen eines Sphäriten innerhalb einer Gallerte, zutreffen. Hier kann nur das Experiment entscheiden. Bei Stärkekörnern wird man die Frage nie entscheiden

können, weil die Verhältnisse in der lebenden Zelle zu kompliziert und für uns noch zu undurchsichtig sind. So sind auch Ernst Küster's Versuche (1913, S. 344) durchaus nicht geeignet in dieser Frage eine Entscheidung zu bringen.

Daß die Zelle als Ganzes, nicht der einzelne Trophoplast die Schichtenbildung hauptsächlich beherrscht, geht daraus hervor, daß sich die in einer Zelle liegenden Stärkekörner durch annähernd gleichartige gröbere Schichtung auszeichnen.

Bei ungleichmäßiger und langsamer Bildung von Kristallisationsmaterial der Stärketrichite scheinen sich porösere, lockerere Schichten, bei gleichmäßiger und energischer Kondensationsarbeit der Trophoplasten dichtere Schichten in den Stärkekörnern zu bilden (S. 243).

Die Bearbeitung der Stärkekörner durch amylolytische Enzyme, welche wahrscheinlich auch in den Trophoplasten gelöst sind (S. 224, 285) und zeitweise die Stärkekörner angreifen und abbauen, macht die Stärkekörner im Ganzen poröser, bedingt aber nicht die Bildung einer lockeren, poröseren äußeren Schicht (S. 244); die auffallende Schicht, welche nach einer Lösungsperiode häufig zu Tage tritt, ist vielmehr durch die Langsamkeit und das Schwankende der Bildung des Kristallisationsmaterials bedingt, welche zuerst nach einer Lösungsperiode statthaben.

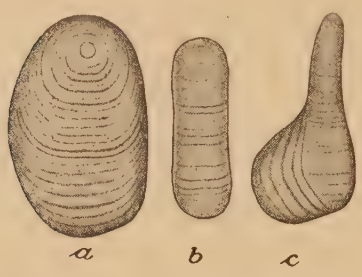


Fig. 100. Stärkekörner aus einem Steckling von Pellionia Deveauana. *a* normales Stärkekorn. *b* Stärkekorn nach energischer Lösung, mit seitlich geöffneten Schichten. Ein *b* ähnliches Stärkekorn nach Anlagerung neuer Schichten von Stärkesubstanz.

Sehr viele Stärkekörner sind nach ihrer Mitte zu lockerer, poröser gebaut als in der Peripherie. Es rührt dieses daher, daß das anfängliche Wachstum der meisten Stärkekörner unter fortwährenden Wachstumsstörungen und unter öfterer Bearbeitung durch stärkelösendes Enzym vor sich geht, während die jüngeren peripherischen Schichten gleichmäßiger und schneller gebildet werden.

Es ist schwierig, eine Pflanze so zu beeinflussen, daß sich ein Zusammenhang zwischen der Schichtenzahl, wenigstens der Zahl der gröberen Schichten, und der physiologischen Verhältnisse, die in der Zelle herrschen, erkennen läßt. Es gelang mir jedoch zuletzt mehrfach mit sorgfältig ausgewählten und behandelten Stecklingen von Pellionia. Ich sagte darüber (S. 224):

„Als ich Stecklinge von Pellionia aushungerte, so daß die Stärkekörner alle so weit gelöst waren, daß nur offene Schichten an ihnen zu sehen waren (Fig. 100*b*), hierauf abwartete, bis die erste Anlagerung begann, und dann an Stärkekörnern, deren Chromatophor sich verschoben hatte, die größte Zahl der im Laufe weiterer Tage entstehenden Schichten feststellte, fand ich, daß jedem Tag eine dicke dichte, jeder Nacht eine dünne lockere Schicht entsprach (Fig. 100*c*)".

Wenn man solche Erfolge erreichen will, muß man sein Objekt sehr genau kennen. Deshalb ist ein Mißlingen solcher und ähn-

licher Versuche leicht möglich. So ist es auch nicht schwer zu verstehen, daß die Versuche Fischer's (1902, S. 234) und Küster's (1913) nur bedeutungslose Resultate zeitigten.

Entsprechend der vollständigen Umhüllung der Stärkekörner durch Trophoplastensubstanz sind alle gleichmäßig fortwachsenden Stärkekörner mit vollkommen geschlossenen Schichten versehen, so wie es in Fig. 100 *a* dargestellt ist. Nur, wenn ein Stärkekorn eine genügend lang andauernde Lösungsperiode durchmacht, werden seine Schichten durch Wegnahme von Substanz geöffnet, wie es in Fig. 100 *b* dargestellt ist.

Die Einkapselung von Stärkekörnern durch das Zytoplasma.

Es ist interessant, daß die Zelle in ähnlicher Weise wie sie unter Umständen zur Einkapselung kräftig wachsender Eiweißkristalle schreitet, auch eine Abkapselung von Stärkekörnern durchführt. Buscalioni (1899) fand in der Samenschale von Vicia Narbonensis und in der Wurzel von Juncus tenuis Stärkekörner von einer manchmal gestielten „membrane di natura mucilaginosa, e forse anco pectino-cellulosica" eingekapselt. Nicht alle Individuen der genannten Pflanzen zeigten die Erscheinung. Wie es mir scheint, traf die Abkapselung einzelne Trophoplasten, in denen die Stärkekörner ausnahmsweise energisch heranwuchsen.

b) Die Stärkekörner der Florideen.

Die Stärkekörner der Florideen sind anscheinend Kohlehydratsphärite, welche den sich mit Jod rot färbenden Stärkekörnern der Angiospermen nahe stehen. Wie diese sind sie Gebrauchsante und gleichen ihnen in ihrer physiologischen Bedeutung völlig (Kolkwitz S. 39—62). Nur, weil ihre Makrochemie und der Ort ihrer Entstehung in der Zelle nicht genügend bekannt sind, behandeln wir sie hier besonders.

Die wichtigsten Arbeiten über diese Gebilde haben wir in unser Schriftenverzeichnis aufgenommen. Es sind die von Schmitz (1882), Bruns (1894), Hansen (1895), Darbishire (1896), Kolkwitz (1900), Henckel (1901), Bütschli (1902—1904), Kylin (1913); in diesen Arbeiten findet man dann die Nachweise für die Arbeiten von Kützing (1843), Nägeli (1858), van Tieghem (1875), Rosanoff (1867), Wille (1883), Schimper (1885 und 1887), Belzung (1887 und 1891).

Nach den Angaben von van Tieghem, Bruns (S. 174), Kylin (S. 188), besonders aber von Kolkwitz zu urteilen, werden unter günstigen Bedingungen Stärkekörner von sehr vielen, vielleicht von allen, Floridеenspezies gebildet. Hansen's gegenteiliger Befund (S. 280) spricht nicht dagegen.

Die Stärkekörner der Florideen sind verhältnismäßig klein, höchstens 3—6 μ groß (Kylin, S. 189); die größten haben also ungefähr die Größe mittelgroßer Reisstärkekörner.

Ihre Form ist anscheinend nicht immer ganz gleichartig, aber in den meisten Fällen sind die Stärkekörner schalenförmig bis kegelförmig (Bruns Fig. 86), Hansen (S. 285, Fig. 12), Darbishire (Fig. 26), Henckel (Taf. 23, Fig. 5 und 6). Kylin (S. 189) beschreibt

die Körner folgendermaßen: „Nach meinen Untersuchungen werden die Stärkekörner der Florideen am besten als schalenförmig bezeichnet, oder mit anderen Worten, sie sind abgerundet kegelförmig, mit in der Regel ziemlich kurzer Längsachse, und besitzen an der Längsachse eine flache Vertiefung". Sie können wie die Stärkekörner der chlorophyllführenden Gewächse Schichten zeigen. Kützing, van Tieghem, Bruns, Hansen, Darbishire (S. 101) beobachteten 1—3 Schichten. Genaueres über den Verlauf der Schichten kann man leider nicht aus den in der Literatur vorliegenden Daten sehen.

Die Stärkekörner der Florideen sind in radialer Richtung am leichtesten spaltbar, denn Bruns beschreibt und zeichnet (S. 175), daß beim Zerdrücken der Körner radiale Risse und Spalten entstehen. Alles das spricht dafür, daß die Stärkekörner der Florideen Sphärite sind, und auch das Auftreten des orthogonalen schwarzen Kreuzes in den Körnern zwischen gekreuzten Nikols (van Tieghem, Rosanoff, Bruns) steht in Übereinstimmung mit dieser Anschauung.

Unsere makrochemischen Kenntnisse über die Florideenstärkekörner sind noch mangelhafter als die über die Makrochemie der mit Jod rot werdenden Stärkekörner der Angiospermen. Kylin (S. 190) hat Stärkekörner aus Furcellaria fastigiata hergestellt, mit 5 proz. Schwefelsäure invertiert und in der rechtsdrehenden Lösung Dextrose in Form von Dextrose-Osazon nachgewiesen. Bütschli's (1902—1904) Untersuchung der Abkochung des ganzen Florideenmaterials hat nichts anderes ergeben als die mikrochemische Prüfung. Es sind anscheinend die Florideenstärkekörner aus Kohlehydraten zusammengesetzt, welche mit denen der Angiospermen-Stärkekörner verwandt sind. Und zwar scheint es nach den Jodreaktionen, als besäßen sie eine ähnliche Zusammensetzung wie die sich mit Jod rot färbenden Stärkekörner der Angiospermen. An sich beweisen die Jodfärbungen für die chemische Natur der Kohlehydrate freilich nichts, denn sie sind nur von dem Grad der Dispersion des Jods abhängig, in welchem dieses in einer Substanz gelöst oder an ihr adsorbiert ist.

Die intakten Stärkekörner der Florideen verhalten sich gegen Jodjodkalium ganz ähnlich wie diejenigen sich mit Jod rot färbenden Stärkekörner der Angiospermen, welche etwas mehr zur blauen Jodfärbung hinneigen als die Klebreisstärke.

Kolkwitz (S. 34) hat auch mit „starker Chloralhydratlösung" verquollene Florideenstärkekörner mit Jodjodkaliumlösung gefärbt und bildet zwei typische Färbungen neben denen von Myristica- und Kartoffelstärke ab. Es zeigt sich, daß die Jodfärbung der Florideenstärkekörner zwischen den Färbungen der beiden Stärkekörner der Angiospermen steht.

Wie die sich mit Jod rot färbenden Stärkekörner der Angiospermen, werden die der Florideen durch heißes Wasser (70 Grad: van Tieghem), Kalilauge, Chloralhydrat und Jodjodkaliumlösung in Blasen verwandelt, und die durch heißes Wasser entstandenen Blasen sind auch in Speichel und in Malzauszug (Kylin, S. 191) sofort löslich.

Über die Lage der Florideenstärkekörner im Protoplasten und die Beeinflussung ihres Wachstums durch die Organe des Protoplasten wissen wir das Folgende. Schon Rosanoff fand, daß die Stärkekörner der Florideen niemals im Innern der Autoplasten vorkommen. Schmitz (S. 151) sagt: „Ihre Bildung erfolgt in allen den zahlreichen Fällen, die ich näher untersuchen konnte, stets nur in der unmittelbaren Nachbarschaft der Chromatophoren, längs der Fläche oder neben der schmalen Kante der scheibenförmig abgeflachten Platten oder Bänder". In seiner Fig. 25 liegen aber dann die Stärkekörner alle im Zytoplasma und er sagt ferner (S. 135): „Dabei geschieht es nicht selten, daß sich beim ersten Auftreten der Stärke zahlreiche kleine Stärkekörnchen rings um den Zellkern zu einer mehr oder minder geschlossenen hohlkugeligen Schicht anhäufen". Schimper bildet diesen Fall für Nitophyllum (1885, S. 17) ab und leugnet eine konstante Abhängigkeit der Bildung der Florideenstärke von den Chromatophoren. Dagegen hat Darbishire (S. 31) den Zusammenhang der Stärkekörner mit den Leukoplasten beobachtet und Henckel (S. 365) beschreibt das Verhältnis für Cystoclonium folgendermaßen: „Nun sammelt sich die Stärke an der Oberfläche der Chromatophoren an, zuerst sind es kleine Platten verschiedener Größe und bestimmter Form, die sich dabei auch teilweise von den Chromatophoren ablösen und in der Zelle in großer Menge erscheinen. Sehr oft bleibt das Stärkekorn so lange am Chromatophor haften, bis es etwa $^1/_3$ seiner Oberfläche bedeckt und löst sich erst dann ab, wobei es natürlich an einer Seite konvex, an der anderen Seite konkav ist, also eine scheibenförmige Gestalt hat." Kylin (S. 190) erklärt, daß diese Beschreibung richtig sei.

Sieht man von der unerklärten Umhüllung der Zellkerne durch die Stärkekörner ab, die vielleicht nur durch eine Anhäufung des stärkekornreichen Zytoplasmas um den Zellkern zustande kommt und ist sich klar darüber, daß es nicht möglich ist, zu entscheiden, ob ein im Zytoplasma liegendes Stärkekorn nicht auch direkt dort entstanden ist, so können wir mit Berücksichtigung der Tatsache, daß die Stärkekörner an der Fläche, mit welcher sie den Trophoplasten ansitzen, konkav sind, annehmen, daß alle Stärkekörner nur die Trophoplastensubstanz berühren und sonst von Zytoplasma direkt umhüllt sind. Durch genaue Beobachtung der Schichten, die manchmal zu sehen sein sollen, ließe sich entscheiden, ob nur der Trophoplast oder auch das Zytoplasma Kristallisationsmaterial für das Stärkekorn liefert. Ein Unterschied zwischen den Stärkekörnern der Angiospermen und Florideen liegt also anscheinend darin, daß erstere ganz von Trophoplastensubstanz umhüllt sind, letztere nur sie berühren, und daß die Lösung der Florideenstärkekörner zuletzt nur vom Zytoplasma besorgt wird.

B) Die gallertförmigen und homogen-zähflüssigen kolloidalen Glykogenante der Pflanzenzelle.

Ältere Arbeiten über das Glykogen der Pflanzen findet man aufgeführt bei: Errera (1882), Errera (1906a), Clautriau (1895), Czapek (1913, 1. Bd. 2. Aufl., S. 300).

Makrochemische und physikalische Eigenschaften des Glykogens der Pflanzenzelle.

Spezifische Drehung.

Die Zahlen, welche für $(\alpha)D$ angegeben werden, sind, wie es mit Rücksicht auf die Schwierigkeit der Reindarstellung und der Bestimmung der Drehung des Glykogens nicht verwunderlich ist, verschieden.

Hefeglykogen: Harden und Young (1912). 198,3 Grad.
Clautriau (1895, S. 245). 184,1 Grad.
Cremer (1894, S. 525). 198,9 Grad.

Boletus-Glykogen:
Clautriau (1895, S. 245). 186,0 Grad. Ders. 189,02 Grad.

Amanita-Glykogen:
Clautriau (1895, S. 245). 196,03 Grad.

Phallus-Glykogen:
Clautriau (1895, S. 245). 185,1 Grad.

Löslichkeit in Wasser:

Löst sich in Wasser zu einer kolloidalen, opaleszierenden Lösung. Errera, Clautriau (1895, S. 230), Cremer. Kaliumhydroxyd und verdünnte Essigsäure wirken klärend.

Alkohol:

Boletus Glykogen wird durch Zusatz von 2 Vol. Alkohol zur wässerigen Lösung gefällt, Amanita-Glykogen braucht mehr Alkohol zur Fällung (Clautriau 1895).

Barytwasser:
Hefeglykogen (Cremer 1894) wird gefällt.

Fehlings Lösung:
Glykogen reduziert (Errera, Clautriau 1895, Cremer).

Diastase, Speichel, Pankreasenzym, verdünnte Säuren:
Sie invertieren das Glykogen (Cremer 1894, Errera).
Malzdiastase: Erzeugt in der Zeiteinheit viel weniger reduzierende Substanz aus tierischem Glykogen als aus Amylose (Philoche 1905).

Jodjodkalium:

Die Glykogene nehmen eine braunrote bis braunviolette Färbung an. Nach Clautriau (1895, S. 263) färben sich Amanita- und Boletusglykogen, die wie das mit den pflanzlichen Glykogenen verglichene Kaninchenglykogen, braunrot durch Jod werden, gleich intensiv mit Jodjodkalium, Hefenglykogen, welches braunviolett wird, dagegen intensiver als die zuerst genannten Glykogene.

Erwärmungsreaktion:

Erwärmt man die mit Jod gefärbten Glykogene, so verblassen sie, doch kehrt die Färbung beim Erkalten zurück (wie bei α-Amylose, Amyloerythrin und Amylopextrin). Hefeglykogen erblaßt bei 72—75 Grad, die anderen bei 58—60 Grad.

Mikrochemisches.

Das Iogen.

Bei manchen Bakterien (z. B. Bacillus amylobacter und Spirillum amyliferum) beobachtet man, daß sich die Kohlehydrateinschlüsse mit wenig Jod blau und erst bei größerem Jodzusatz rotbraun färben. Ich deute (1912, S. 210) diese Tatsache so, daß ich annehme, es läge ein Gemisch von zwei Kohlehydraten vor, von denen sich das eine mit Jod blau, das andere mit Jod rot färbe. Das sich blau färbende sei der Amylose, das Glykogen dem Amyloerythrin ähnlich. Ich habe dieses der Amylose ähnliche Kohlehydrat, welches vermutlich nicht mit dieser identisch ist, und fast (siehe Beijerinck 1893, S. 39) nur mikrochemisch charakterisiert ist, Iogen getauft (S. 213). Es unterscheidet sich mikrochemisch nur durch die Jodfärbung vom Glykogen. Iogen scheint auch in tierischen Zellen vorzukommen.

Wenn wir mikrochemische Vorversuche mit der Gallerte oder zähen kolloidalen Lösung anstellen, welche durch Anrühren von reinem Glykogen (ich benutzte ein Merck'sches Präparat, welches wohl auch H. Pringsheim in Händen hatte und als verhältnismäßig sehr rein erkannte [Ber. d. Deutsch. Chem. Ges. 49, 346]), mit sehr wenig Wasser erhalten wird, so müssen wir berücksichtigen, daß das Glykogen durch die Darstellungsmethoden wahrscheinlich eine ähnliche Veränderung erfährt

wie das Amyloerythrin, welches leichter kolloidal löslich wird und eine mehr gummiartige Masse mit sehr wenig Wasser liefert als die direkt gewonnene Substanz. Ich mache diese Annahme, obgleich mir die Ansicht Pflüger's (1910, S. 1071) bekannt ist. Es ist nach dem früher Gesagten selbstverständlich, daß die mikrochemischen Reaktionen nur bei Pilzen und vielleicht bei Zyanophyzeen auf Glykogen hinweisen, während sie bei Angiospermen, Grünalgen und Florideen auf Amyloerythrin oder Amylodextrin bezogen werden müßten.

Wasser:

Glykogenante, welche dem Reagens frei zugänglich sind, lösen sich in kaltem und heißem Wasser leicht, trotzdem kann man geschlossene Zellen 5 Minuten lang mit Wasser kochen, ohne daß das Glykogen aus der Zelle verschwindet.

Jodjodkalium:

Man setzt zu den Zellen unter Deckglas mit gleich viel Wasser verdünntes Jodjodkalium zu, dem ein paar Körnchen Jod beigefügt sind. Es tritt Rotbraunfärbung ein.

Glykogenjod:

Jodjodkalium wirkt auf das Glykogen lösend. Man benutzt deshalb noch besser mit Natriumacetat (geschmolzenem) gesättigte Jodjodkaliumlösung als Reagens. Bereitet man eine Paste aus Glykogen (tierischem) und Wasser, bringt eine Spur davon auf den Objektträger und setzt Glykogenjod zu, so löst sie sich nicht, wird aber langsam vom Rande her in braune Körnchen verwandelt, die sich ablösen, während sich das Glykogen nach innen zu braun färbt. Jodjodkalium löst dagegen das Glykogen unter Bildung einer großen braunen Zone gelösten Glykogens um die Paste.

Erwärmungsreaktion:

Man bringt die Zellen mit Jodjodkaliumlösung (ohne Jodkriställchen) unter Deckglas und schließt mit Harz ab. Erwärmt man auf 80 Grad, so verschwindet die Rotbraunfärbung, kehrt aber beim Erkalten des Präparates wieder. Die Reaktion hat, meiner Vermutung nach, ihren Grund vielleicht darin, daß die Tröpfchen amylosiger Wasserlösung in der Wärme Jod weniger leicht lösen als Wasser und umgekehrt.

1 proz. Schwefelsäure:

Erhitzt man das Material 2 Minuten mit dem Reagens im Reagensglas zum Sieden, so verschwindet das Glykogen; die Jodreaktion tritt nicht mehr ein.

Speichel:

Filtrierten Speichel versetzt man mit sehr wenig Toluol, fügt das Material hinzu und verschließt das Reagensglas, in welchem sich alles befindet, mit einem Kork, welcher mit einer Nadel durchbohrt worden ist. Bei 28 Grad löst der Speichel das Glykogen in 24 Stunden aus der geschlossenen Zelle heraus.

Gerbsäure:

Wenn man eine Spur einer Paste, welche man durch Anrühren von tierischem Glykogen mit Wasser herstellte, in eine 10 proz. Tanninlösung einstellt, so wird sie weiß, indem sie das Tannin aufnimmt, und verändert dabei ihre Form durchaus nicht. Wäscht man dann mit 95 proz. Alkohol gut aus und setzt sehr verdünnte Eisenchloridlösung hinzu, so erhält man langsam eine Schwarzfärbung, welche jedoch bei Betrachtung mit stärkerer Vergrößerung wenig intensiv erscheint.

Legt man Pilzzellen 12 Stunden in eine 10 proz. Lösung von Tannin in Wasser, wäscht sie schnell mit der Zentrifuge zweimal mit Wasser ab und bringt sie dann 15 Minuten in eine Eisenchloridlösung (1 Liquor Ferri sesquichlorati, 10 Wasser), so ist das Glykogen schwarz gefärbt. Behandelt man die gefärbten Zellen mit 1 proz. Schwefelsäure unter Deckglas, setzt dann, nach Aufhebung der Eisenfärbung Jodjodkalium hinzu, so erhält man an den schwarz gefärbten Stellen die Jodglykogenfärbung.

Noch besser gelingt die Tannin-Eisenfärbung, wenn man das Material vor dem Einlegen in die Tanninlösung 12 Stunden in 80 proz. Alkohol einlegt.

Diese Nebenreaktion auf Glykogen ist von etwas größerem Wert als die Färbung von Fischer. Fischer legt mit Alkohol fixiertes Material 10 Minuten in 10 proz. Tanninlösung, wäscht schnell in 1 proz. und legt 10 Minuten in 10 proz. Kaliumbichromatlösung, spült mit Wasser ab und färbt in Safranin-Anilinwasser 10 Minuten lang. Es wird sehr viele Körper geben, die sich nach Behandlung mit

Tannin und Kaliumbichromat mit Safranin färben lassen. (Alfred Fischer 1905.) Bemerken möchte ich auch, daß 10 proz. Kaliumbichromatlösung das mit Tannin behandelte Glykogen nicht fixiert, sondern löst.

Ob das pflanzliche Glykogen mit dem tierischen identisch ist, ist nach den vorliegenden chemischen Untersuchungen nicht zu entscheiden. Die spezifische Drehung des Hefeglykogens fanden Harden und Young etwas größer als die des tierischen (198,3 gegen 191,2°), das kann aber ebenso an der verschiedenen Reinheit der Glykogene gelegen haben. Die Violettfärbung durch Jod, das Verblassen bei verhältnismäßig hoher Temperatur und die höhere Zahl für die Drehung sprechen gleichartig dafür, daß das Hefeglykogen durch etwas Iogen verunreinigt ist. Gleichstarke Amylodextrin-, Amyloerythrin-, Glykogenlösungen (tierisches), die durch gleichviel Jod gefärbt sind, entfärbten sich auch bei ungefähr 75 Grad, während Amyloselösung bei dieser Temperatur noch blau gefärbt war, so daß es möglich erscheint, daß auch Iogen sich schwieriger entfärbt als Glykogen.

Von vornherein erscheint es nicht ausgeschlossen, daß das pflanzliche Glykogen dem Amyloerythrin nahe steht, da aber das Amanita-Glykogen dem Kaninchen-Glykogen in der Intensität, mit der es durch Jod gefärbt wird, gleicht (nach Clautriau), Amylodextrin und Amyloerythrin viel intensiver gefärbt wird, so glaube ich doch, daß das pflanzliche Glykogen dem tierischen näher steht als dem Amyloerythrin.

Vorkommen des Glykogens in der Zelle.

In der Zelle der Pilze und Eubakterien kommt das Glykogen sicher nur im Zytoplasma vor. Vermutlich verhält es sich ebenso mit dem Glykogen der Zyanophyzeenzelle, doch kann man wegen der Unklarheit, die noch in bezug auf den Protoplasten dieser Organismen herrscht, keine sichere Angabe darüber machen. Allermeist findet sich das Glykogen in der „Rindenschicht“ der Zyanophyzeenzelle, manchmal besonders reichlich in der inneren Partie derselben (Hegler 1901, S. 290; Errera 1905, S. 364; Kohl 1903, S. 84; Zacharias 1900, S. 44). Aber es wird auch das Vorkommen von Glykogen im Zentralkörper angegeben, so von Fischer (1905, S. 67), Massart (1901, S. 17).

Im Zytoplasma könnte das Glykogen in verschiedener Weise enthalten sein: 1. homogen im Zytoplasma gelöst, 2. im Wasser kolloidal homogen gelöst in Vakuolen liegend, 3. im gallertartigen und 4. im festen Zustand Ante im Zytoplasma bildend. Für die 1. und 4. Möglichkeit kennt man keine Belege, wohl aber für das Vorkommen in der 2. und 3. Form.

Solche Ante beschreibt z. B. Fischer (1905, S. 67) für Oscillaria tenuis als „plumpe kurzwurstförmige Körperchen“ von etwa 3 μ Länge. Nach Errera (1905, S. 364) enthält die Rindenschicht von Oscillaria formosa das Glykogen in Form sehr kleiner unregelmäßiger Ante. Nach meinen Beobachtungen (1912, S. 209) enthalten die Bakterien das Glykogen entweder in Form zahlreicher dicht gelagerter sehr kleiner Ante, welche in ihrer Gesamtheit oft gleichmäßige Färbung vortäuschen, oder auch in Form etwas größerer unregelmäßig gestalteter Massen.

Wie gesagt, scheinen diese Ante aus einer zähflüssigen, feintropfigen Tröpfchengallerte oder einer zähflüssigen, kolloidalen Lösung zu bestehen. Kohl (1908, S. 49) sagt, daß die das Glykogen enthaltenden Vakuolen der Hefe bei Anwendung von Immersionsvergrößerung einen ganz feinkörnigen Inhalt zeigen. Errera (1882, S. 38) beschreibt die Glykogenmassen als amorph, hyalin, etwas weniger lichtbrechend als Fett, halbflüssig, viskös, von mattem Aussehen.

Als ein genauer beschriebenes Vorkommen sei der Fall von Pilobolus angeführt. Errera (1882, S. 24) schreibt: „Le contenu de la grande cellule renflée qui porte le sporange, prend, sous l'action de l'iode dans l'iodure de potassium, une teinte brun acajou intense. La substance colorable en brun, que je regarde comme du glycogène, imbibe tout l'utricule protoplasmique dont la paroi cellulaire est intérieurement tapissée. Ce glycogène s'amorcelle, par places, en de petits monticules qui proéminent dans la cavité de la cellule et paraissent avoir la consistance d'un empois d'amidon. Sous légère pression du verre couvreur, on les voit souvent se détacher de l'utricule protoplasmique et nager quelque temps dans le suc cellulaire sous forme de gouttes plus ou moins sphéroidales qui changent leurs contours en se dissolvant peu à peu. Si l'on écrase le Pilobolus sur le porte-object, dans la solution iodée, le glycogène se dissout et produit un nuage brun dans le liquide; — — —"

In Hefezellen sah ich auch mikroskopisch homogene nur schwach durch Jod färbbare Ante, so daß bei der Pflanze allgemein folgendes Verhältnis vorzuliegen scheint: Das Glykogen kann in Form von mikroskopisch matt erscheinenden Anten, die aus einer amikroskopischen Tröpfchengallerte bestehen, und in Form zähflüssiger, mikroskopisch homogener Ante, welche aus einer ganz konzentrierten kolloidalen Glykogenlösung bestehen, vorkommen; diese Ante werden aber beide oft in dünnflüssige Ante einer wenig konzentrierten Lösung von Glykogen in Wasser verwandelt, wenn das Glykogen in der Zelle energisch in Gebrauch genommen wird.

Solche dünnflüssige Ante einer verdünnten Glykogenlösung würden wir, wenn sie wirklich nur Glykogen gelöst enthielten, besser nicht als Zellsaftante bezeichnen.

Das Vorkommen des Glykogens im Pflanzenreich.

Glykogen ist sehr verbreitet bei den Myxomycetes, den Eumycetes mit Einschluß der Eubacteriazeen, und bei den Schizophyceae gefunden worden.

Ensch (1899) fand bei allen untersuchten Spezies aus 15 Gattungen der Myxomyzeten Glykogen.

Errera (1905 a) hat bei folgenden Pilzgruppen Glykogen gefunden: Zygomycetes, Oomycetes, Ascomycetes, Ustilaginaceae, Tilletiaceae, Pucciniaceae, Tremellaceae, Exobasidiaceae, Telephoraceae, Clavariaceae, Hydnaceae, Polyporaceae, Agariaceae, Phalaceae, Hymenogastraceae, Lycoperdaceae, Nidulariaceae, Spaerobolaceae. Bei den Eubacteriazeen ist zuerst das sich mit Jod bläuende Iogen von Trecul und von van Tieghem gesehen worden, dann zuerst das mit Jod sich braun färbende Glykogen von Beijerinck (siehe Arth. Meyer 1912, S. 209). Glykogen ist bei den Eubacteriazeen verbreitet, wird aber von bestimmten Spezies nicht gebildet. Unter 25 Bazillusarten, die ich untersuchte, fand ich bei 9 Glykogen. Auch bei einer Pseudomonasart konnte ich Glykogen nachweisen (Arth. Meyer 1912, S. 204). Wahrscheinlich bestehen auch

die von Hinze im Zytoplasma von Beggiatoa mirabilis gesehenen, sich mit wenig Jod blau, mit viel Jod braun färbenden Ante aus Glykogen (Arth. Meyer 1912, S. 213).

Bei den Schizophyceae ist das Glykogen bei 12 Gattungen (Kohl 1903, S. 85) nachgewiesen worden.

C) Das Glykogen der tierischen Zelle und die Stärkekörner der Gregarinen.

a) Das Glykogen.

Makrochemie des tierischen Glykogens. Durchgreifende makrochemische Unterschiede zwischen pflanzlichem und tierischem Glykogen sind bisher noch nicht bekannt geworden. Von Reaktionen des Glykogens, welche nur mit tierischem Glykogen angestellt wurden, sind noch folgende zu erwähnen:

Wasser: Das Glykogen liefert, wie wir sahen, mit Wasser eine kolloidale Lösung; Gatin-Gruzewska (1904 a) zeigte auch, daß es in Lösung zur Anode wandert.

Basisches Bleiacetat: Niederschlag.

Kalkwasser: Niederschlag.

Das Molekulargewicht des Glykogens ist größer als 140000 (Gatin-Gruzewska 1904, S. 286).

Das spezifische Drehungsvermögen ihres „reinen Glykogens“ fand Gatin-Gruzewska folgendermaßen (1904 b, S. 580):

Glykogen aus Hundeleber = $(\alpha)D$ 197,8°,

Glykogen aus Pferdemuskeln = $(\alpha)D$ 196,6°.

Das Mittel aus ihren Untersuchungsresultaten = $(\alpha)D$ 196,57°.

Selbstverständlich gilt das für den mikrochemischen Nachweis des Glykogens der Pflanzenzelle Gesagte auch für das der tierischen Zelle, nur ist noch mehr als bei der von einer geschlossenen Membran umgebenen unverletzten Pilzzelle bei feinen Schnitten durch tierische Gewebe auf die leichte Löslichkeit des Glykogens in Wasser und manchen Reagentien Rücksicht zu nehmen.

Fixierung und Behandlung des Materials, in dem Glykogen in Form und Lage erhalten und nachgewiesen werden soll. Die leichte Löslichkeit des Glykogens in wässerigen Flüssigkeiten macht die Fixierung des Glykogens schwierig. Am besten eignet sich noch kalter 70 bis 100 proz. Alkohol als Fixierungsmittel. Brauchbar sind natürlich auch alkoholhaltige Gemische, wie z. B. Carnoy'sche Flüssigkeit (10 ccm Eisessig, 60 ccm abs. Alkohol, 3 ccm Chloroform), ob sie besser wirken als reiner Alkohol, müßte immer erst kritisch geprüft werden.

Daß auch alkoholische Fixierungsmittel das Glykogen nicht immer in Form und Lage erhalten, geht daraus hervor, daß man bei ihrer Anwendung das Glykogen oft in der Zelle und selbst im Gewebe mehr oder weniger verlagert findet. Bei reiner Alkoholfixage sahen z. B. solche Verlagerung Gierke (1905, S. 509), Arnold (1910, S. 20), Neukirch (1910, S. 81), bei Verwendung von Carnoy'scher Flüssigkeit z. B. Ortner-Schönbach (1913) eintreten. Die Verlagerung erfolgt dabei stets in der Richtung des Diffusionsstroms des eindringenden Fixierungsmittels, wie besonders klar Fichera (1904, S. 291) zeigt. Wo es zuerst die Zelle trifft, werden die Glykogenante kolloidal gelöst, und nur da, wo eine Zellmem-

bran vorhanden ist, von dieser nicht hindurchgelassen, so daß es sich häufig in „Halbmondform“ dieser anlagert und dann fixiert wird. Als Beispiel können die Figuren 1, 2, 3 bei Ortner und Schönbach (1918) dienen. Wie die Wanderung des Glykogens im Zytoplasma vor sich gehen kann, ist nicht ohne weiteres verständlich. Vermutlich verwandelt sich in den Fällen, wo Verlagerung eintritt, die Zytoplasmalösung in eine poröse Gallerte, in deren Zwischenräumen die kolloidale Lösung vordringt. Die gewöhnlichen wässerigen Fixierungsmittel wirken alle lösend auf die Glykogenante, auch 10 proz. Trichlormilchsäure, die Ziegenwaller (1911, S. 154) empfiehlt, gesättigte Dextroselösung, Gummilösung, Laevulosesyrup wirken ebenfalls glykogenlösend, verlangsamen aber vielleicht mechanisch die Verteilung der Glykogengallerte etwas.

Die Färbung der fixierten Glykogenante in Schnitten. Keine Färbungsmethode für das fixierte Glykogen ist spezifisch. Wenig Bestandteile der tierischen Zelle färben sich außer Glykogen durch die Karminfärbung von Best, immerhin zählt Best selbst (1906) eine ganze Reihe solcher auf, unter anderem auch Muzin. Kemnitz führt „Gerinnsel“ als färbbar auf (1912, S. 473), Gierke (1905) Kalkablagerungen. Die vortreffliche Methode ist beschrieben: bei Best (1906), Becher und Demoll (1913, S. 119), Oppel (1912, S. 242). Sie beruht auf der Anwendung alkalischer, an der Fällungsgrenze stehender Karminlösung und läßt sich auf Gefrierschnitte (Neukirch, Centralbl. allg. Pathol. Bd. 20, 1909, Heft 12), Zelloidinschnitte, Paraffinschnitte (Ziegenwaller 1911, S. 155) anwenden.

Die Glykogenante nehmen auch Methylviolett (Enzyklopädie 1913, S. 443) und Gallustinte (Mayer 1909) auf, und werden vielleicht dieselben Anilinfarbstoffe adsorbieren wie die Stärkekörner.

Form und Lage des Glykogens in der tierischen Zelle. Aus den in der Literatur vorliegenden Angaben und Abbildungen, welche sich auf die mit alkoholhaltigen Fixierungsmitteln und die Best-Färbung beziehen, kann man sich bei kritischer Berücksichtigung der Fehlerquellen der Methode ein ziemlich zutreffendes Bild von der Form und der Lagerung der Glykogenante in der lebenden Zelle machen. Man muß allerdings alle Punkte in Betracht ziehen, welche die Glykogenante verändern können, Fixage, Art der Einbettung und Art des Aufklebens der Schnitte.

Es ergibt sich dann, daß das Glykogen auch bei Tieren nur in der Zelle vorkommt (siehe auch Ortner-Schönbach 1913, S. 432) und nur im Zytoplasma (siehe auch Kemnitz 1912, S. 473). Über das im Kern beobachtete Glykogen sprechen wir in dem Kapitel „Kern“.

Weiter können wir schließen, daß die Glykogenante im lebenden Zytoplasma in Form kleiner, selten größerer Körner von meist unregelmäßigen Umrissen, wie sie im Zytoplasma wachsende Klümpchen einer pastenartigen Tröpfchengallerte annehmen müßten, liegen. Nur wenige Bilder scheinen dafür zu sprechen, daß sich die Klümpchen hie und da zu Kugeln abrunden können, doch ist es schwer zu entscheiden, ob hier nicht schon Einflüsse der Fixage mitspielten. Bilder von solchen Körnchen unregelmäßiger Form

finden sich z. B. bei Kemnitz (1912, Fig. 6, 7, 29, 30, 1), Brammertz (1913, Fig. 8, 2, 12), Ortner-Schönbach (1913, Fig. 1, 20, 22, 26, 27).

Auch bei Anwendung von Joddampf als Reagens fand Gierke (1905) das Glykogen zum Teil in frischen Zellen körnig.

Wie in Pflanzenzellen kommt, wenn auch selten, das Glykogen auch in Form kurzer, dicker Fädchen vor (z. B. Brammertz Fig. 13 und 18), wie wir sie ja auch bei den gallertförmigen Allinanten finden.

Wirklich durch Glykogengehalt mittelst Jod oder Best diffus färbbares Zytoplasma ist wohl sehr selten. Angaben der Art (z. B. Enzyklopädie 1903, S. 441; Fichera 1904, S. 291, — Jodgummi —; Kemnitz 1912, S. 473) müssen wegen der leichten Löslichkeit der kleinen Glykogenante und deshalb, weil eine sehr intensive Homogenfärbung des Zytoplasmas durch Übereinanderlagerung größerer, unregelmäßiger Ante leicht vorgetäuscht wird (z. B. Fig. 8 Ortner-Schönbach) sehr kritisch behandelt werden.

Dafür, daß in den Glykogenanten der tierischen Zellen eine „Trägersubstanz" des Glykogens vorkomme, wie Ehrlich (Zeitschr. f. klin. Mediz., Bd. 6, 1883; Enzyklopädie 1903, S. 440) wesentlich zur Erklärung der verschiedenen Löslichkeit der Glykogenante verschiedener Gewebe zuerst annahm, spricht keine Tatsache. Auch Kemnitz und Ortner-Schönbach sahen nichts von einer Trägersubstanz. Von welchen Verhältnissen die beobachtete verschiedene Löslichkeit der Glykogenante abhängt, ob sie überhaupt den Anten der lebenden Zelle zukommt, kann man sicher nur durch Versuche entscheiden.

Die Aussprüche, welche man über die Konsistenz der in der lebenden Zelle liegenden Glykogenante in der Literatur über das tierische Glykogen findet, scheinen sich nur auf die Bilder zu gründen, welche die fixierten und gefärbten Ante bieten. Schiele, Neumann, Simon (1901), Barfurth (1885, S. 392), Kemnitz (1912, S. 515), Brammertz (1913, S. 395), halten sie im allgemeinen für dickflüssig, zähflüssig.

Ich vermute, daß die Glykogenante oft aus einer porösen, mehr pastösen, kleisterartigen Tröpfchengallerte bestehen, die derjenigen ähnlich ist, welche Gatin-Gruzewska (1904 b, S. 587, Taf. 1, *A*, *D*, *C*) durch Alkoholfällung einer Glykogenlösung erhielt. Für meine Ansicht, daß die Gallerte porös ist, sprechen die Tatsachen, daß Zelloidineinbettung die Ante unlöslich gegen Wasser macht, und daß sie sich so intensiv färben lassen. Daß sie durch Behandlung mit Alkohol in Wasser schwerer löslich werden, steht dann im Einklang damit, daß sie aus Tröpfchen glykogeniger Wasserlösung bestehen.

Sichere Entscheidung über Konsistenz und Struktur der Ante können nur Untersuchungen der Glykogenante lebender Zellen liefern. Ich habe nur die Eier von Ascaris lumbricoides untersucht. Diese sind von Kemnitz (1912, S. 486) auf Glykogen untersucht worden, welcher sagt: „Das reife Ei eines gut ernährten Tieres ist geradezu überladen mit Glykogen, das das ganze Plasma in Form von kleinen oder größeren Schollen erfüllt. Nach dem Eindringen des Sper-

matozoon findet regelmäßig um den zerfallenen Glanzkörper eine Lösung des Glykogens statt, so daß der sich auflösende Glanzkörper wie mit einem hellen Hof umgeben, in dem übrigen, noch stark glykogenhaltigen Ei liegt (Fig. 5, 43)." Seine Figuren, die sich auf schon mit einer dicken Membran umgebene Eier beziehen, sind nach mit Carnoy fixierten, nach Delafield-Best gefärbten Schnitten hergestellt. Die roten Glykogenante sind sehr unklar gezeichnet. In anderen Figuren (16, 17, 18) erscheinen die größeren Ante nur in der Peripherie kräftig gefärbt. Augenscheinlich konnte der Farbstoff in die nicht porösen Ante nicht tief genug eindringen.

Ich benutzte zuerst befruchtete Eier mit noch sehr dünner Membran, die lebend in physiologischer Kochsalzlösung lagen. In den 100 μ großen Eiern sah man in der Mitte mehrere stark lichtbrechende Tropfen von ungefähr 25 μ Durchmesser, mehr nach der Peripherie zu zahlreiche rundliche und auch stabförmige, stärker als die großen Tropfen das Licht brechende Ante. Sonst war bis auf einige kleine auch mehr im Innern liegende Haufen sehr kleiner Körnchen, alles glasklar und homogen; vorzüglich sah man auch in der Peripherie des Eies keine stärker lichtbrechende Ante, welche hätten als Glykogen angesehen werden können. Als Jodjodkalium zugesetzt wurde, färbten sich keine distinkten Ante braun, sondern es bildete sich nur eine Randzone von gefärbter Glykogenlösung. Setzt man Glykogenjod hinzu, so kontrahieren sich die Eier und nur selten sieht man, daß sich zuerst braune Klumpen zeigen, ehe das ganze Ei tief braunrot wird. Klarheit über die Verteilung des Glykogens erhält man, wenn man Eier direkt in 95 proz. Alkohol fixiert und in Wasser untersucht. Man sieht sie jetzt erfüllt mit 18 μ großen, unregelmäßig oft gerundet plattenförmigen und gegen einander gedrückten stark lichtbrechenden Glykogenanten, welche vorzüglich die Peripherie erfüllen und gerade dort nur sehr zarte Zytoplasmalamellen zwischen sich lassen. Setzt man vorsichtig verdünnte Jodjodkaliumlösung zu, so färben sich die „Schollen" zuerst allein braun. Bald aber werden so viele Schollen gefärbt, daß alles dunkel und homogen erscheint.

Ich habe also danach den Eindruck erhalten, daß diese Eier das Glykogen in nicht sehr konzentrierter kolloidaler Lösung in vielen großen Vakuolen des Zytoplasmas enthalten. Diese schwach lichtbrechende Lösung wird nach Wasserentzug konzentriert und stark lichtbrechend und löst sich dann nicht sofort in der sehr verdünnten Jodjodkaliumlösung. Sie verteilt sich, wenn man zur lebenden Zelle Jodjodkalium zusetzt, sofort im Wasser und wird mit Glykogenjod äußerst intensiv gefärbt.

Das Vorkommen des Glykogens im Tierreich. Die kurze Zusammenstellung der Gruppen, für welche mikrochemisch oder makrochemisch Glykogen nachgewiesen wurde, stützt sich wesentlich auf die Angaben folgender Autoren:

Krukenberg (vergl. physiol. Studien an der Küste der Adria, II. Abt., 60, 61), M. Cremer (1902, S. 852), Fürth (1903, S. 561), Brammertz (1913), Kemnitz (1912).

Protozoen.

Von Kohlehydratanten finden sich bei den Einzelligen gewöhnliche Stärkekörner z. B. bei den Kryptomonadineae, bei den Dinoflagelatae, bei den Chlamydomonadaceae; Paraamylon führen die Euglenaceae; Gregarinenstärkekörner bilden die Gregarinarien, Kokzidiarien und einige Ziliaten. Glykogen soll nach den Angaben von Certes (1880), Maupas (1885) und Barfurth (1885) bei den Ziliaten vorkommen, doch ist es zweifelhaft. Man sehe das bei den Ziliaten Gesagte nach.

Metazoen.

Die einzige Art von Kohlehydratanten, welche bei den Metazoen auftritt, scheinen Glykogenante zu sein, und zwar scheinen diese bei allen großen Stämmen der Metazoen vorzukommen.

Zoelenteraten: Hier liegen wohl nur die positiven Angaben von Picard (1874) für Spongien und Polypen vor, die noch nachzuuntersuchen sind.

Würmer: Es ist Glykogen nachgewiesen bei Turbellarien, Trematoden, Zestoden, Nematoden, Oligochäten, Hirudineen.

Echinodermen: Asteroideen, Holothurien.

Mollusken: Lamellibranchier, Zephalophoren.

Arthropoden: Krustaceen — Dekapoden —; Insekten — Koleopteren, Hymenopteren, Lepidopteren — Arachnoiden.

Wirbeltiere: Fische (Selachier), Amphibien, Reptilien, Vögel, Säugetiere.

b) Die Gregarinenstärkekörner.

Im Zytoplasma der Gregarinen liegende Körner, welche den Gregarinen im auffallenden Licht oft ein weißes Ansehen verleihen, waren lange bekannt, aber erst Bütschli untersuchte sie genauer. Er gibt in seinen Arbeiten (1870 und 1885) folgende Eigenschaften der Körner von Gregarina blattarum an.

Ihre Gestalt ist unregelmäßig. Sie erscheinen geschichtet, indem ein „heller Saum und eine dunklere Innenmasse“ vorhanden ist. Durchmesser sehr klein bis 10 μ.

Alkohol und Aether, ebenso Essigsäure und verdünnte Mineralsäuren lösen nicht. Kochendes Wasser löst sie in 3 bis 4 Stunden völlig, so daß auch mit Jodjodkalium kein Rest nachzuweisen ist. Verdünntes Kali verquillt und löst.

Mit Jodtinktur nehmen die Körner eine braunrote (bis blauviolette Farbe) an. Die braunrote Jodfärbung schwindet beim Erhitzen, beim Erkalten kehrt die Färbung veilchenblau wieder.

Beim Kochen der Körner mit 6proz. Schwefelsäure schwindet die Jodreaktion, und es gelingt meist eine kräftige Reduktion der Fehling'schen Lösung. Bei einstündiger Einwirkung von Speichel bei 40 Grad wurde nach Verschwinden der Jodreaktion keine oder schwache Reduktion der Fehling'schen Lösung bemerkt.

Einiges Neue fügt dem von Bütschli beobachteten Maupas (1886) hinzu. Er untersuchte „alle Gregarinen“ und fand die Körner 1—20 μ groß. Sie sind für jede Spezies bestimmt gestaltet, können aber im allgemeinen abgeplattet, oder kugelförmig, oder scheibenförmig, oder unregelmäßig geformt sein. Sie zeigen Schichtung, die auch nach Quellung bei Jodfärbung zu sehen ist. Nach Verquellung mit Ätzkali und Auswaschen färben sich die Blasen „violet lilas“. In Wasser von 45 bis 60° quellen die Körner, lösen sich nach einiger Zeit und verschwinden.

Auch bei einer anderen Ordnung der Sporozoen, bei den Kokzidiarien scheinen dieselben ergastischen Ante vorzukommen. Kunze (1907) fand stark lichtbrechende Körnchen von ungefähr

1 μ Durchmesser, die sich durch Jod gelbbraun, durch Jod und Schwefelsäure dunkelviolett färbten. Auch die Kokzidien Klossia helicina (Kloss 1885) und Eimeria stiedae (Brault und Loeper, Journ. d. Physiol. et de Pathol. gén. V. 6. Nr. 4, S. 720) enthalten wohl dieselben Ante.

Ich habe mir die Ante bei Gregarina polymorpha angesehen. Sie waren höchstens 4 μ groß, rundlich, besaßen eine dichtere Randschicht, eine schwächere lichtbrechende zentrale Partie und zeigten sehr gut das Kreuz zwischen den Nikols. Unser Jodjodkalium verquoll im verdünnten Zustand die Körner und färbte die verhältnismäßig (verglichen mit z. B. Florideenstärkekörnern) dichten Blasen schmutzig braunrot. In Chloraljod verquollen die Körner zu rotbraunen Blasen; dabei färbte sich das Reagens nicht. Mit Glykogenjod wurden die Körner schwarzbraun bis bläulich-schwarz, ohne zu quellen.

Wurden die Körner in Wasser auf dem Objektträger unter Deckglas, im Mikroskopwärmschrank dauernd beobachtet, so sah man bei 50 Grad kräftige Quellung eintreten. Bei höherer Temperatur vergrößerten sich die Blasen etwas, blieben aber immer deutlich scharf begrenzt. Wurden dieselben Blasen 2 Stunden bei 50 Grad und dann noch $^3/_4$ Stunden bei 60 Grad gehalten, so waren sie noch vollkommen erhalten. Die Substanz ist danach ebenso viel und ebenso wenig in Wasser löslich wie Amylose, d. h., sie geht mit heißem Wasser nur in zähe amikroskopische Tröpfchen über, welche sich bei längerem Kochen oder wahrscheinlich auch beim Schütteln der Blasen kolloidal verteilt.

Kocht man die Körner direkt unter Deckglas mit Wasser auf, so findet man sie zu Blasen verquollen, die sich mit Glykogenjod stark braun färben. Die Substanz reduziert Fehling nicht. Wenn man eine größere Anzahl von Gregarinen zerdrückt und sofort mit Fehling-Lösung kocht, so tritt keine Reduktion ein.

Die Angabe von Fürth (1903, S. 563) und Bütschli, Maupas habe gesagt, die Substanz reduziere Fehling, beruht auf einem Versehen. Es liegen also in den Körnern, deren Substanz zuerst Bütschli (1885) Paraglykogen, Maupas Zooamylum nennt, dem Bütschli (1904, S. 479) zustimmt, Gebilde vor, welche große Ähnlichkeit mit den sich mit Jod rot färbenden Angiospermenstärkekörnern und Florideenstärkekörnern besitzen. Bütschli sagt (1904) auch, daß sie wahrscheinlich identisch mit Klebreisstärkekörnern seien. Wenn wir, wie es mir zweckmäßig erscheint, quellbare Sphärite sich mit Jod färbender Kohlehydrate als Stärkekörner bezeichnen, so gibt es solche Stärkekörner, welche vorzüglich aus Amylose und solche, welche vorzüglich aus Amyloerythrin bestehen. Unbestimmt ist noch die Substanz, aus welcher die Gregarinenstärkekörner bestehen. Maupas (1886, S. 123) meint, die Substanz gehöre zur „série amylacée“ und nähere sich dem „amidon“ mehr als dem Glykogen. Meiner Meinung nach liegt die Sache so: Von den sich mit Jod rot färbenden Kohlehydraten, die wir makrochemisch kennen, zeigt Amylodextrin in Sphärokristallen keine Quellung und es reduziert Fehling, das Amyloerythrin reduziert nicht und ist in quellbaren Sphärokristallen bekannt, das Glykogen

reduziert nicht, ist aber nicht in Sphärokristallen bekannt. Das Glykogen hat allerdings Eigenschaften, die vermuten lassen, daß seine Sphärite Lösungsquellung zeigen werden. Die Gregarinenstärkekörner können also nicht aus Amylodextrin bestehen, wohl aber aus Amyloerythrin, vielleicht auch aus kristallisiertem Glykogen, oder einem uns noch nicht makrochemisch bekannten Kohlehydrat. Eine Entscheidung, die auf Tatsachen gestützt ist, läßt sich also nicht treffen, und wir tun gut, wenn wir die Körner der Gregarinen als Gregarinenstärkekörner bezeichnen und die Entscheidung darüber, aus welchem Kohlehydrat sie bestehen, der zukünftigen Forschung überlassen.

Das Vorkommen der Gregarinenstärkekörner bei den Ziliaten und Rhizopoden. Es ist für die Auffassung des Kohlehydrates der Gregarinenstärkekörner von Interesse, ob auch bei den Ziliaten Gregarinenstärkekörner vorkommen, und ob neben ihnen auch zähflüssige Ante von einem Stoff, der mikrochemisch dem „Glykogen“ gleicht, bei einzelnen Spezies zu finden sind. Wäre letzteres der Fall, so könnte man zu der Meinung neigen, daß die Substanz der Gregarinenstärkekörner kristallisiertes Glykogen wäre. Die Entscheidung könnte vielleicht die Vergleichung des Jodfärbevermögens des Glykogens und des amorphen und kristallinischen Ziliaten-Kohlehydrats bringen.

Dafür, daß Gregarinenstärke bei den Ziliaten vorkommt, spricht die Beobachtung Bütschli's (1870 u. 1885), daß bei Nyctotherus ovalis den Gregarinenstärkekörnern völlig gleichende Stärkekörner vorkommen. Wenn die von Bütschli bei Strombidium gefundenen „kristallähnlichen Blättchen“, die auch Anigstein (1914, S. 97) beschreibt und die die gleiche Jodreaktion wie die Gregarinenstärke liefern, kristallisierte Substanz der Gregarinenstärkekörner ist, so wäre zu versuchen, ob diese Blättchen sich bei der Lösung ähnlich verhalten wie Eiweißkristalle. Certes (1880, S. 78) fand bei Chilodon zerstreute 8 bis 16 μ große mit Jod sich mahagonibraun färbende Granulationen, bei anderen Infusorien sehr viele solcher Körner „qui rendent presque opaques“. Es ist sehr wahrscheinlich, daß sie Gregarinenstärkekörner waren.

Maupas (1886, S. 121), der für Nyctotherus und Balantidium Gregarinenstärke angibt, sagt (1885), daß sich Paramaecium Aurelia mit Jodjodkalium diffus färbe. Es würde das für das Vorkommen von amorphen Kohlehydratanten (Glykogenanten) sprechen, wenn die Angaben genau wären; sie können aber sehr wohl auf ungenauer Beobachtung beruhen.

Da Barfurth (1885, S. 314) für Nyctotherus cordiformis „Glykogenklümpchen“ beschreibt, während Bütschli bei N. ovalis Gregarinenstärke fand, so könnten seine Angaben hier, daß die Ziliaten Glykogen führen, wie die über Paramaecium, Vorticella, Opalina darauf beruhen, daß er nicht genau genug zugesehen hat. Die Substanz, welche er nach der Darstellungsweise des Glykogens aus Glaucoma erhielt und von der er nur nachwies, daß sie sich mit Jod färbt, und daß sie nach Kochen mit Salzsäure Fehling reduziert, braucht kein Glykogen zu sein. Immerhin sind die Angaben von

Barfurth einer genauen Nachprüfung bedürftig, um so mehr als auch Maupas (1885) für Paramaecium Aurelia diffus verteiltes Glykogen angibt. Maupas färbte mit Jodjodkalium.

Zuletzt wäre noch die Angabe von Zuelzer (1904, S. 252) zu erwähnen, daß bei der Rhizopode Difflugia urceolata Ante fester Form von der Reaktion der Gregarinenstärkekörner vorkommen.

4. Die flüssigen und festen Fettante.

A) Chemie der Fettante.

a) Makrochemie der Fettante.

Literatur: Ulzer und Klimont (1906), Stiepel (1911), Ubbelohde (1908), Hefter (1906—1908), Grossmann (1913), Jolles (1912), Czapek (1913), Abderhalden (1911), Glikin (1912—1913).

Die Fettante der Samen der Angiospermen und Gymnospermen. Über die Makrochemie der Hauptmasse der Fettante der Samen unterrichtet uns sicher die Makrochemie der technisch gewonnenen Fette, ebenso wie die Makrochemie der technisch hergestellten tierischen Fette uns über die Zusammensetzung der Fettante der Fettgewebe-Zellen bis zu einem gewissen Grade richtigen Aufschluß gibt.

Diese makrochemischen Untersuchungen zeigen uns, daß alle Fettante fast nur aus Glyzerinestern der Fettsäuren und freien Fettsäuren bestehen. Die durch Pressen oder Extraktion hergestellten Fette enthalten aber meist eine nicht große Menge von Nichtfettstoffen, von denen man nicht weiß, ob sie aus den Fettanten stammen. Von manchen dieser Stoffe läßt sich allerdings mit Sicherheit sagen, daß sie nicht aus den Fettanten stammen, so von dem Chlorophyll und ähnlichen Farbstoffen, von Sekreten, wenn sich solche nachweislich in Sekretbehältern, neben den die Fettante führenden Zellen finden, so z. B. bei dem Fett des Lorbeersamens, aber es gibt andere Begleitstoffe der Glyzerinester und Fettsäuren in den Fetten der Technik, über deren Zugehörigkeit zu der Substanz der Fettante man im Zweifel bleibt. Das sind vorzüglich die Phytosterine und Lezithine der Samenfette, überhaupt Pflanzenfette und die Cholesterine und Lezithine der Tierfette, die wohl auch alle außerhalb der Fettante vorzukommen scheinen, z. B. in typisch stärkereichen, fettarmen Reservestoffbehältern der Pflanzen, aber sich auch an der Zusammensetzung der Fettante beteiligen könnten.

Also der Hauptmasse nach bestehen ganz sicher alle Fettante aus Estern des dreiwertigen Alkohols Glyzerin $C_3H_5(OH)_3$. Es besteht eine ungeheuer große Verschiedenheit der Zusammensetzung unter den Fettanten der verschiedenen Samen, Fettgewebe usw., die bedingt ist durch die große Mannigfaltigkeit der Fettsäuren, welche die Fettante zusammensetzen helfen und den verschiedenen Betrag, mit dem sich die verschiedenen Fettsäuren am Aufbau der Fettante beteiligen. Wir sehen hier noch schöner als bei den Aleuronkörnern, wie morphologisch ganz gleichartige Gebilde der Zellen doch eine verschiedenartige und äußerst mannigfaltige chemische

Zusammensetzung haben können. Des näheren bestehen die Fettante der Samen wie alle anderen Fettante der Organismen aus gemischten Glyzeriden, wie z. B. Oleodistearin (Literatur bei Czapek 1913, S. 717) und einfachem neutralen Glyzerinestern, z. B. Tristearin. Mono- und Diglyzeride kommen in den Fetten nicht vor. Wohl aber finden sich in den Fettanten nicht selten freie Fettsäuren, deren Menge bei den Anten der ruhenden Samen meist nicht über ein paar Prozent steigt, aber in den Fettanten keimender Samen z. B. bis zu 90 % betragen kann (Literatur bei Czapek 1913, S. 736).

Bei der makrochemischen Untersuchung der Fette unterirdischer Achsen und Wurzeln hat man meines Erachtens noch nicht genug auf das Vorkommen höherer Alkohole geachtet, Salway und Power (Transact. of the chemic. Society Vol. 99, 1911, S. 506) erhielten aus dem alkoholischen Extrakt der Wurzel von Withania somnifera neben Fettsäuren zwei Alkohole ($C_{23}H_{38}O_2(OH)_2$ und $C_{25}H_{30}O_4$ — OH), von denen es allerdings fraglich ist, ob sie aus den Fettanten stammen.

Am Aufbau der Fettante der Samen beteiligen sich vornehmlich Säuren folgender Reihen:

$C_nH_{2n}O_2$: $C_{16}H_{32}O_2$ Palmitinsäure, $C_{18}H_{36}O_2$ Stearinsäure $C_{20}H_{40}O_2$ Arachinsäure.
$C_nH_{2n-2}O_2$: Ölsäure $C_{18}H_{34}O_2$.
$C_nH_{2n-4}O_2$: Linolsäure $C_{18}H_{32}O_2$.
$C_nH_{2n-6}O_2$: Linolensäure $C_{18}H_{30}O_2$.
$C_nH_{2n-2}O_3$: Rizinolsäure $C_{18}H_{34}O_3$.
$C_nH_{2n}O_4$: Dioxystearinsäure $C_{18}H_{34}(OH)_2O_2$.

Einige Angaben über die genauere Zusammensetzung der aus den Samen dargestellten Fette, welche uns einen ungefähren Anhalt für die Zusammensetzung einiger Fettante des Zytoplasmas der wasserarmen Protoplasten der Samen geben, mögen noch Platz finden. Man muß dabei noch beachten, daß die Fette teilweise aus Embryonen, teilweise fast allein aus dem Endosperm, teilweise (wie z. B. bei Linum) aus beiden Teilen des Samens stammen. Auch verrät uns nicht jede Angabe die genaue Zusammensetzung eines Fettes, da in manchen Fällen die in kleinen Mengen vorhandenen Fettsäuren noch nicht aufgefunden sein werden. Über andere Samen-Fette findet man Angaben bei Brahm (1911).

Linum usitatissimum: Palmitin- und Miristinsäure 8 %, Ölsäure 17,5 %, Linolsäure 26 %, Linolensäure 33,5 %, Glyzerinrest 4,2 %, Unverseifbares 0,8 %.

Helianthus annuus: Hauptsächlich Linolsäure, geringe Mengen von Ölsäure.

Cucurbita pepo: Stearinsäure, Ölsäure, Linolsäure.

Prunus amygdalus: Fast ausschließlich Ölsäure, geringe Mengen Leinölsäure.

Arachis hypogaea: Ölsäure, Palmitinsäure, Stearinsäure, Arachinsäure, Lignozerinsäure, Hypogäasäure.

Elais guineensis: Triolein 26,6 %, Tristearin + Tripalmitin + Trimiristin, zusammen 33 %, Trilaurin + Trikaprin + Trikaproin, zusammen 40,4 %.

Theobroma cacao: Stearinsäureglyzerid (40 %), Palmitin-, Arachinsäure-, Linolsäureglyzerid.

Ricinus communis: Hauptsächlich Rizinusölsäure, Sebazinsäure, Stearinsäure, Dehydroxystearinsäure.

Makrochemie der Fettante der Fleischschicht des Perikarps einiger Angiospermen.

Olea europaea: Ungefähr 90 % Triolein, 6,5 % Leinölsäure, 1,5 % Oleodimargarin.

Elais guineensis: Die festen Fettsäuren bestehen aus 98 % Palmitinsäure, 1 % Stearinsäure, 1 % Heptodecylsäure; ferner fand sich Linolsäure, Heptodecylsäure, Sativinsäure.

Rhus succedanea: Perikarpfett + Samenfett. Wahrscheinlich ein gemischtes Glyzerid von Japansäure und Palmitinsäure.

Makrochemie der Fettante des Wurzelparenchyms einiger Angiospermen.

Wurzelknolle von Cyperus esculentus: Glyzeride der Öl- und Myristinsäure.

Wurzel von Polygala senega: 7,9 % Palmitin, 79,3 % Olein, ferner flüchtige Glyzeride.

Withania somnifera-Wurzel: Cerotin-, Palmitin-, Stearin-, Olein-, Linoleinsäure (Power und Salway 1911).

Wurzel von Bryonia dioica: Olein, Linolein, Palmitin, Stearin.

Makrochemie der Fettante des Rhizomparenchyms einiger Angiospermen.

Iris versicolor, Rhizom: Laurin, Stearin, Palmitin, wenig Olein und Cerotin (Czapek 1913, S. 748, Literatur).

Makrochemie der Fettante der Laubblätter der Angiospermen.

Mir sind keine sicheren Angaben bekannt.

Makrochemie der Fettante der Pteridophyten.

Nephrodium filix mas, Rhizom: Olein, Palmitin, Cerotin, Spuren von Buttersäure.

Rhizom von Nephrodium spinulosum: Hauptsächlich Linolein, Triolein.

Sporen von Lycopodium clavatum: Sie enthalten ungefähr 49 % Fett. Dasselbe besteht zu ungefähr 80 % aus Lycopodiumölsäure, dann noch ungefähr 3 % Dioxystearinsäure, 1 % Stearinsäure, 1 % Palmitinsäure, 2 % Myristinsäure. In den Sporen von Lycopodium selago fanden sich 47 % Fettsäureglyzeride.

Makrochemie der Fettante der Bryophyten.

Bryum roseum: Fettsäureglyzeride (Czapek 1913, S. 761, Literatur).

Makrochemie der Fettante der Pilze und Bakterien.

Claviceps purpurea, Sklerotium: 68 % Ölsäure-, 22 % Oxyölsäure-, 5 % Palmitinsäureglyzerid, 2,5% freie Fettsäure.

Amanita muscaria: Es besteht hauptsächlich aus freien Fettsäuren, 90 % Ölsäure, 10 % Palmitinsäure, etwas Buttersäureglyzerid (Brahm 1911, S. 112).

Lepioda procera: 75 % des Fettes ist gespalten.

Cantharellus cibarius: 48 % Fett ist gespalten.

Boletus elegans: 75 % Fett ist gespalten.

Bacillus tumescens: Glyzerin nachgewiesen. (Arthur Meyer 1912, S. 221).

Makrochemie der Fettante der Metazoen.

Homo sapiens, Fettgewebe: Tripalmitin, Dioleostearin.

Rinderfett: Oleodipalmitin, Stearodipalmitin, Oleopalmitostearin, Palmitodistearin.

Dotter des Hühnereies: Ölsäure 82%, Palmitinsäure 10 %, Stearinsäure 0,6 %, Oxyfettsäure 6%.

Gadus morrhua, Leber: Palmitin-, Stearin-, Myristin-, Ölsäure-, Gadoleinsäure-, Erukasäureglyzerid, Anelinsäure usw.

Wie schon aus dieser Zusammenstellung hervorgeht, ist es wohl zweifellos, daß in allen größeren Gruppen des Organismenreiches Fettante vorkommen, die der Hauptmasse nach aus Gly-

zeriden und Fettsäuren bestehen. So große Fettmengen, wie die, welche aus den angeführten Objekten gewonnen wurden, sind wohl niemals in der optisch homogenen Substanz der Organe des Protoplasten gelöst, sondern stammen aus ergastischen Gebilden. Für die meisten der aufgezählten Fälle ist es auch bekannt, daß sich Tropfen im Zytoplasma finden, welche Fett sein können.

Die Fettante sind sicher nicht in allen Zuständen einer Zelle von ganz gleicher Zusammensetzung. Die meisten Angaben unserer Tabelle beziehen sich auf Ruhezustände von Reservestoffbehältern. Die Fettante des Zytoplasmas dieser ruhenden Zellen bestehen anscheinend meist aus Neutralfetten; das sieht man an den Fetten der ruhenden Samen, der Fettgewebe, selbst des Mutterkorns. Die Fettsäuren sind reichlich in unreifen (Czapek 1913, S. 743), ferner in keimenden Samen (Literatur bei Czapek 1913, S. 736) und in den rasch wachsenden Fruchtkörpern der höheren Pilze.

Die Fettante der Fettgewebe der höheren Tiere können schon deshalb eine sehr wechselnde Zusammensetzung, selbst nach der Art ihrer Fettsäuren, besitzen, weil ihr Aufbau durch die genossenen Nahrungsfette beeinflußt wird, welche direkt in den Fettgeweben niedergelegt werden können (Literatur siehe bei Jolles 1912, S. 91).

Über die Mengen des Fettes, welche in den Organen der Pflanzen vorhanden sind, besitzen wir nur für die Samen sichere Angaben. Die Zahlen für Rohfett (Trockenrückstand des Ätherauszuges) können nur wenig lehren, denn die Rohfette enthalten ganz verschiedene, oft äußerst geringe Mengen von Fett. Die Rohstoffprozente geben nur das Maximum der Fettmenge an, welche überhaupt in dem Pflanzenteil vorkommen könnte, aber es kann ein Pflanzenteil mit großem Rohfettgehalt auch kein Fett enthalten.

b) Mikrochemie der Fettante.

Mikrochemische Eigenschaften der im wesentlichen aus Neutralfetten bestehenden Ante.

Eisessig + 15 % Wasser: unlöslich.
Alkohol 95 %: unlöslich oder löslich.
Chloroform: löslich.
Erhitzen auf 130°: erhalten bleibend.
Schwefelsäure + 5 % Wasser: mikroskopisch unverändert.
Salpetersäure, rauchende: mikroskopisch unverändert.
Salzsäure, rauchende: mikroskopisch unverändert.
Osmiumsäurelösung: meist dunkel gefärbt, selten ungefärbt.
Kali-Ammon und Natron-Ammon: Häufig Seifenkristalle.
Sudan: gefärbt.
Nilblauchlorhydrat: rot gefärbt.

Reagentien und Reaktionen.

Lösungsmittel.

Die Angaben löslich, unlöslich, leichtlöslich beziehen sich nur auf die Bedingungen, unter denen wir gewöhnlich bei mikrochemischen Untersuchungen arbeiten. Die Lösungsversuche werden unter quadratischen Deckgläsern von 18 mm Seitenlänge, unter denen ein Glasfädchen liegt, bei gewöhnlicher Temperatur ausgeführt; das Lösungsmittel wird 3—4mal durchgesaugt. Überall hat man darauf zu achten, daß das Lösungsmittel rein zur Wirkung kommt. Auf das Lösungsver-

mögen von mit Wasser mischbaren Lösungsmitteln ist der Wassergehalt von großem Einfluß.

Eisessig: Reine, wasserfreie Essigsäure löst manche Öle leicht (z. B. Rizinusöl), ebenso Ölsäure und Leinölsäure.

Eisessig mit 15 % Wasser: Löst Neutralfette im allgemeinen nicht, selbst Rizinusöl unter Deckglas schwer, ebenso Leinölsäure und Ölsäure.

Alkohol: Absoluter Alkohol nimmt in der Kälte von den meisten fetten Ölen nur 2 %, von anderen (z. B. dem Fett des Cocospalmenendosperms) etwas mehr auf. Ganz leicht löslich sind Rizinusöl, Krotonöl, Olivensamenöl, auch Ölsäure und Leinölsäure, ebenso Lezithin. Wasserzusatz drückt das Lösungsvermögen des Alkohols herab. Wir verwenden 95 proz. Alkohol.

Entstehen in den Schnitten durch Alkohol Niederschläge, welche das Fett verdecken, so fügt man nach dem Auswaschen mit Alkohol Wasser zum Objekt, beobachtet wieder und fügt nach Wegnahme des Wassers noch Schwefelsäure hinzu.

Aceton: Löst Fette leicht (nicht Lezithin).

Chloroform: Löst alle Fette leicht. Auch in Petroläther, Phenol, Schwefelkohlenstoff, Xylol, Aceton, Äther sind alle Fette leicht löslich.

Man verfährt gewöhnlich so, daß man erst ein Präparat mit Essigsäure, dann, wenn sich die Ante nicht lösen, mit Alkohol und zuletzt mit Chloroform prüft.

Erhitzen auf 130 Grad: Werden zwei frische Schnitte des lebenden Gewebes auf dem Objektträger bei 100 Grad getrocknet, der eine dann nach dem Befeuchten mit Wasser oder Osmiumsäure mit Schwefelsäure geprüft, der andere weiter 1 Stunde auf 130 Grad erhitzt, dann ebenfalls befeuchtet und mit Schwefelsäure geprüft, so treten in beiden Fällen die Ante wieder hervor, wenn sie aus Fett bestehen.

Schwefelsäure + 5 % Wasser: Das Reagens löst das Fett nicht und greift es auch nach stundenlanger Einwirkung nicht in mikroskopisch bemerkbarer Weise an, wenn Fett auch langsam in der Kälte durch Schwefelsäure chemisch verändert wird.

Rauchende Salzsäure, reine Salzsäure von 1,19 spez. Gew., 40 proz.: Sie löst die Stärkekörner glatter als Schwefelsäure, und die Tropfen fließen in ihr leicht zusammen. Sie greift die Fettropfen auch in 24 Stunden nicht sichtbar an. Man schließt die Präparate mit der Säure unter Deckglas durch einen Harzrand ein.

Rauchende Salpetersäure (Acid. nitric. purissim., 1,153 Dichte): Die Präparate werden mit dem Reagens unter Deckglas durch Harz eingeschlossen. Das Reagens greift innerhalb dreier Tage die Fettropfen nicht in sichtbarer Weise an.

Kali-Ammon, gleiche Volumen wässeriger gesättigter Kalilauge und 25 proz. Ammoniaks. Natron-Ammon, das Gleiche mit Ätznatron.

Literatur: Molisch, Histochemie (1891, S. 10); Hartwich und Uhlmann (1903); Tunmann (1913, S. 162).

Die Schnitte werden direkt in das Reagens eingelegt und durch Harzkitt abgeschlossen. Es entstehen nach 1—3 Tagen freie Seifenkristalle an den Tropfen, oder die Tropfen werden in Sphärite umgewandelt. Man untersucht im Polarisationsmikroskop. Die Seifenkristalle hellen nur schwach auf. Man wird unter Umständen gut tun, die Fettropfen durch kurzes Behandeln mit Salzsäure zum Zusammenfließen zu bringen, gut mit Wasser auszuwaschen und nach Entfernung des Wassers das Reagens zuzusetzen.

Über die Einwirkung reinen Ammons auf Fettante siehe Molisch (1913, S. 110).

Osmiumsäure, Lösung von 1 g Osmiumsäure in 50 g Wasser: Literatur siehe besonders bei Fauré-Fremiet (1910b, S. 33), Braunell (1849), Max Schultze, Altmann (1894), Unna, Starke, Handwerk, Michaelis, Bristoll, Neubauer, Mulon (1904).

Osmiumsäure, OsO_4, wird durch ungemein zahlreiche organische Verbindungen zu schwarzem Osmiumoxyd oder $OsO_2 + 2H_2O$, oder zu Osmiummetall reduziert und färbt diese braun oder schwarz. Ante von Neutralfetten, welche ungesättigte

Fettsäuren enthalten, und reine, ungesättigte Fettsäuren, färben sich. Fettante, welche nur gesättigte Fettsäuren enthalten und Ante gesättigter Fettsäuren färben sich nicht. Die meisten Organismenfette enthalten ungesättigte Säuren und färben sich deshalb mehr oder weniger. Wenn der Beweis vorliegt, daß die Ante aus Fett bestehen, so kann man aus dem Eintritt der Schwärzung auf das Vorkommen von ungesättigten Säuren in den Anten schließen.

Die Fettante können auch geschwärzt werden, wenn sie einen Osmiumsäure reduzierenden Stoff gelöst haben. Wenn man mit Osmiumsäure sich nur schwach färbende Fettropfen, die längere Zeit in Osmiumsäure gelegen haben, nach dem Auswaschen mit Wasser in Alkohol bringt, so färben sie sich intensiv (Böhm und Oppel 1912, S. 153). Wahrscheinlich werden sich Tropfen von Fett, welche nur gesättigte Säuren enthalten und in Alkohol gelegen haben, auch mit Osmiumsäure schwärzen, denn diese werden etwas Alkohol aufnehmen, welcher durch Osmiumsäure zu Aldehyd reduziert wird, unter Reduktion der Osmiumsäure zu $OsO_2 + 2H_2O$.

Außer der Schwärzung tritt auch eine chemische Veränderung der Fettante ein, die wohl auf Oxydation beruht und am besten an einem Beispiel demonstriert wird.

Man schüttelt in einem Reagenzglas einen Tropfen Mandelöl mit 5 ccm Wasser, bis er in kleinste Tröpfchen zerteilt ist, und gibt dann schnell 5 ccm Osmiumsäure hinzu, wodurch die Tröpfchen am Zusammenfließen gehindert werden. Sie werden sofort spezifisch schwerer als Wasser und umgeben sich mit einem feinsten Häutchen. Setzt man sofort nach der Fällung der Tropfen absoluten Alkohol hinzu, so kann man sie durch Schütteln noch zum Zusammenfließen bringen. Kleine Tropfen bis zu etwa 3 μ erscheinen sogleich oder auch nach langer Einwirkung der Osmiumsäure braun, große schwarz.

Nach 48stündiger Einwirkung der Osmiumsäure mit absolutem Alkohol unter Deckglas gebracht, werden die größeren Tropfen gleichmäßig von der Peripherie aus hellbraun, so daß sie vorübergehend, im optischen Durchschnitt als braune Scheibe mit schwarzem Zentrum erscheinen; schneller tritt die Erscheinung ein, wenn man Chloroform zusetzt. Jetzt ist die Dicke der festeren in Alkohol unlöslichen Außenschicht der Tropfen schon auf 0,5 μ gestiegen; die Schicht erreicht also bei kleinsten Tröpfchen fast die Mitte. Das Innere der Tropfen ist in Alkohol kaum, leichter in Chloroform, ganz leicht in Xylol löslich. Die Haut löst sich in Alkohol nicht, leicht in Xylol, in Chloroform wird sie blässer und zarter. Kleinste Kugeln bleiben massiv oder erhalten durch Herauslösen der leicht löslichen Innenmasse eine Höhlung, große platzen meist und entlassen in Chloroform die schwarze Flüssigkeit, welche in Lösung geht. Hohl gewordene Kugeln von gehärteter peripherer Masse der Fettropfen des Unterhautbindegewebes des Menschen hat auch Solger (1893) abgebildet. Durch makrochemische Verfolgung der Härtungsvorgänge und des Verhaltens der gehärteten Fette gegen Lösungsmittel würde wohl volle Klarheit in das noch dunkle und unsichere Gebiet der Osmiumsäurehärtung kommen. Die Färbungstechnik der Histologen lehrt (Böhm und Oppel 1912, S. 153), daß mit Osmiumsäure behandelte Fettante sich in Terpentin, Toluol, Äther, Kreosot lösen, nicht aber in Nelkenöl, Bergamottöl und Chloroform.

Will man nur die Größe und Form der Fettante einer Zelle erkennen, so fügt man dem Präparat Osmiumsäure hinzu, läßt sie 10 Minuten einwirken, nimmt das Reagens weg und fügt Schwefelsäure zu. Bei stärkereichem Gewebe können die verquellenden Stärkekörner die Tröpfchen zerdrücken, dann ist es sicherer, statt der Schwefelsäure rauchende Salzsäure zu verwenden.

Will man Lage und Form der Fettante studieren, so legt man kleinste Stückchen der Gewebe zwei Tage in 2 proz. Osmiumsäure, wäscht mit Wasser ab und macht Rasiermesserschnitte durch die peripheren Teile des gehärteten Stückchens; denn die Osmiumsäure dringt nur millimetertief ein.

Sollen die Ante auf ihre Fähigkeit, Osmiumsäure zu reduzieren, geprüft werden, so legt man die lebenden Schnitte in 2 proz. Osmiumsäure und läßt diese 15 Minuten lang einwirken.

Farbstoffe. Literatur: Biondi (1913), Ciaccio (1911), Eisenberg (Virchows Archiv, 1910, S. 502), Ziveri (1912).

Fettfarbstoffe.

In flüssigen Neutralfetten, Fettsäuren und Gemischen beider sind zahlreiche Farbstoffe mehr oder weniger löslich, und es färben sich deshalb die Fette, wenn

man sie mit wässerigen oder schwach alkoholischen Lösungen solcher Farbstoffe schüttelt.

Da es ungemein viele wasserunlösliche Flüssigkeiten gibt, welche solche Farbstoffe aus ihren wässerigen oder schwach alkoholischen Lösungen aufnehmen, so sagt die Tatsache, daß sich Ante mit den Farbstoffen färben, nur aus, daß sie aus Fett bestehen können und aus keinem Stoff bestehen, der die Farbstoffe nicht zu lösen vermag.

Sudan III (Schulz 1914, S. 223), Amidoazobenzol-β-Naphthol: (Datti, Arch. ital. de Biolog, 1896; Arth. Meyer, Prakt. d. Bakterienk. 1903, S. 152; Fauré-Fremiet, S. 25.)

Der Farbstoff löst sich in Neutralfetten, Fettsäuren, Alkohol, Äther, Chloroform, Xylol, Bergamottöl, Nelkenöl, Terpentinöl, Schwefelkohlenstoff usw. Lezithin färbt sich nicht, Protagon färbt sich rosa (Fauré-Fremiet, S. 263). Wir wenden als Reagens an: 0,1 in 20 ccm 80 proz. Alkohol.

Schnitten von Pflanzengeweben, die in Wasser liegen, wird die Lösung seitlich zugesetzt, um 20 Minuten einzuwirken. Nur flüssige (eventuell geschmolzene) Ante färben sich mit Sudan und anderen Fettfarbstoffen leicht, doch durchdringen die Farbstoffe sehr langsam auch feste Ante.

Scharlach R. Grübler (Schulz 1914, S. 81), o-Amidoazotoluol-β-Naphthol: Löslich in absol. Alkohol, Chloroform, Fettsäuren, Fetten.

Ölsäure, Leinölsäure, Mandelöl lösen Scharlach etwas leichter als Sudan. Reine Esther färben sich nach Fauré-Fremiet (S. 60) in Scharlachlösung nur, wenn sie Spuren von freier Fettsäure enthalten.

Wir wenden als mikrochemisches Reagens eine gesättigte Lösung von Scharlach in 80 proz. Alkohol an (0,05 + 10 ccm Alkohol).

Dimethylamidooxybenzol (Buttergelb):

Methode bei Arth. Meyer, Prakt. d. Bakterienk. (1903, S. 151, S. 87).

Friedricher (Münchn. med. Wochenschr., Bd. 59, 1912, S. 2865). Färbt auch Ölsäure und Leinölsäure.

Naphtolblau:

Methode bei Arth. Meyer (1903, S. 578), Fauré-Fremiet, S. 27, Dietrich, Zentralbl. f. allg. Pathol. und Anat., Bd. 19, 1908, S. 3. Man kann auch alkoholische Naphtholblaulösung benutzen.

Andere Farbstoffe.

Nilblau-Hydrochlorat: [Schulz (1914, S. 223), Lorrain Smith (1907). Eisenberg (Virchows Archiv, Bd. 199)].

Das Salz ist blau, in Wasser nicht besonders leicht löslich, leicht löslich in absolutem Alkohol und Chloroform, unlöslich in Xylol. Das Salz färbt viele Stoffe der Zelle, vorzüglich auch Membranen, leicht. Die Base ist rot und löst sich leichter in Neutralfett, Xylol, Petroleumäther usw. als in Wasser und läßt sich deshalb mit diesen Flüssigkeiten aus der wässrigen Lösung ausschütteln. Mit Äther gelingt das Ausschütteln nicht. Fettsäuren lösen die Base und bilden damit blaue Salze.

Mandelöl, dem 5% Ölsäure zugesetzt sind, färbt sich rotviolett, bei größerem Zusatz tritt Blaufärbung ein.

Hat man nur die Wahl, daß ein Ant aus reinem Neutralfett einerseits oder aus reiner oder mit Neutralfett gemischter Fettsäure andererseits besteht, so kann man mit Nilblau entscheiden, welcher Fall vorliegt.

Fuchsin:

Von den zahlreichen Methoden, mit denen wir unter Umständen imstande sind, die Fettante zu färben, will ich nur noch eine hervorheben, welche in der Bakteriologie Anwendung findet.

Schüttelt man Mandelöl mit einer weingeistigen Lösung von Fuchsin, so wird es kaum gefärbt. Auch mit Ziel'schem Karbolfuchsin (100 ccm 5 proz. Karbolsäurelösung + 10 ccm einer gesättigten Lösung von Fuchsin in 95 proz. Alkohol) geschütteltes Mandelöl wird nur schwach rosa gefärbt, während Ölsäure danach tief rot erscheint. Aber auch das Mandelöl können wir dunkelrot färben, wenn wir es mit der Farblösung erhitzen, bis der Alkohol verdampft ist.

Fettante der Bakterien lassen sich so dunkelrot färben. (Siehe auch Fauré-Fremiet, S. 27—33).

Gesättigte Lösung von Kupferacetat (1 : 20):

Zerschüttelt man in einem Reagenzglas einen Tropfen Ölsäure mit 1 ccm Wasser, und setzt man dann 5 ccm des Reagens zu, so färbt sich das kleinste Tröpfchen noch hellblau und verwandelt sich nach 8 Tagen in einen Sphäriten, der im Polarisationsmikroskop aufleuchtet. Fügt man Ferrozyankaliumlösung hinzu, so röten sich die Tröpfchen und treten noch besser hervor. Es reagieren ebenso auch andere ungesättigte und gesättigte Fettsäuren und die Kalium-, Natrium- und Kalziumsalze derselben.

Siehe auch Benda (Virchows Archiv, Bd. 161, S. 199), Fauré-Fremiet, S. 68 u. 40.

Chromsäure und Kaliumbichromat:

Siehe Fauré-Fremiet, S. 40—49, Kuc-Staniszewska (1914, S. 214).

Die in der tierischen Histologie für Fettante benutzten Färbungsmethoden.

Literatur: Böhm und Oppel (1912, S. 153), Ledermann (1903, S. 103), Holthusen (1910), Kuc-Staniszewska (1914—1915, S. 424), Fischler (1904).

Es ist zu betonen, daß es kein Färbeverfahren gibt, durch welches sicher nachzuweisen ist, daß ein Ant aus Fett besteht. Auch die gleichzeitige Anwendung verschiedener dieser Verfahren führt nicht zum Ziel.

Man fixiert gewöhnlich mit Formol, schneidet mit dem Gefriermikrotom und färbt mit Sudan, Scharlach, Indophenol, Nilblau, Chlorophill, Alkannin oder Osmiumsäure und legt in Glyzerin oder Glyzeringelatine ein. Mit Osmiumsäure + Chromsäuresalzen fixierte Präparate färben sich auch mit Säurefuchsin (Altmann), Kristallviolett (Benda) und Haematoxylin.

Seifen oder Fettsäuren färbt man auch nach Fischler, indem man sie in Kupferseifen verwandelt und diese dann mit Haematoxylin färbt.

Der sichere mikrochemische Nachweis der Fettante.

Unter Fettanten verstehen wir also Ante, welche der Hauptmasse nach aus Neutralfetten bestehen, seltener eine bedeutendere Menge freier Fettsäuren enthalten. Der sichere Beweis dafür, daß ein Ant zu den Fettanten gehört, ist nur auf makro-mikrochemischem Wege zu erbringen. Der Beweis, daß ein flüssiges, stärker lichtbrechendes, wasserunlösliches Ant oder ein festes, wasserunlösliches wesentlich aus Fett besteht, läßt sich als erbracht betrachten, wenn 1. aus dem Gewebe, welches solche Ante enthält, durch Extraktion mit Fettextraktionsmitteln Fett dargestellt und aus diesem Glyzerin dargestellt werden kann, 2. wenn die Ante mit Ammon-Kali Kristalle geben, 3. wenn sie in Schwefelsäure und rauchender Salpetersäure klar bleiben.

Ein genügender Beweis dafür, daß Ante keine Fettante sind, wird erbracht durch den Nachweis, daß 1. makrochemisch kein Fett und kein Glyzerin aus dem Gewebe gewonnen werden kann, in dem sie liegen oder 2., daß sie sich nicht in Petroleumäther und Chloroform lösen oder 3., daß sie mit rauchender Salpetersäure oder Schwefelsäure nicht mikroskopisch unverändert erscheinen.

Es ist wahrscheinlich, daß Ante pflanzlicher oder tierischer Gewebe Fettante sind, wenn sie mit 1. Ammon-Kali oder Ammon-Natron Kristalle geben, sich 2. in 95proz. Alkohol nicht lösen, ebenso 3. nicht in Eisessig + 15% Wasser, 4. sich in Chloroform und Petroleumäther leicht lösen, 5. sich mit Osmiumsäure schwärzen.

B) Die Fettante der Pflanze.

a) Allgemeines über die Fettante der Pflanzen.

Die Fettante der Pflanze sind, wie gesagt, solche Ante, welche der Hauptsache nach aus Neutralfetten bestehen. Manchmal sind den Neutralfetten sehr kleine Mengen von Fettsäuren beigemengt, sehr selten größere, wie z. B. dem Fett der Frucht von Rhus succedanea. Das frische Samenfett von Camellina sativa soll nach Rechenberger 3 % Fettsäuren enthalten (siehe Czapek 1913, S. 718), aber wahrscheinlich war es aus alten Samen hergestellt, denn das Fett der Schnitte keimfähiger Samen färbt sich mit Nilblau ganz rein rot. Ob auch andere Stoffe, fettlösliche Stoffe, wie z. B. Lezithin und Phytostearin, in den Fettanten vorkommen, weiß man, wie gesagt, durchaus nicht.

Bisher hat man Fettante mit Sicherheit nur im Zytoplasma gefunden. Dabei sind bisher keine Erscheinungen beobachtet worden, die für eine alloplasmatische Veränderung des das Ant berührenden Zytoplasmas sprechen.

Der Kern ist bei den Pflanzen frei von Fettanten, selbst von Öltröpfchen. In Chloro- und Chromoplasten ist niemals Fett gefunden worden. Für die Leukoplasten liegt die besonders von Schimper (1885a, S. 179, 201; Taf. IV, Fig. 2) betonte Tatsache vor, daß Irisarten in ihren Leukoplasten Öltröpfchen führen (Schimper nennt auch die Leukoplasten von „Funkia und Phajus“ als ölführend), deren Natur noch festzustellen ist. Ich werde später auf diesen Fall eingehen. Was bis jetzt bei Chloroplasten und Chromoplasten für Fett gehalten wurde, war wesentlich Assimilationssekret. Das Fett entsteht leicht aus Stärkekörnern, die in den Trophoplasten liegen; die Trophoplasten lösen ihre Stärke und senden die Spaltungsprodukte in das Zytoplasma, welches aus den Zuckerarten das Fett bereitet.

Die Fettante der Pflanzen scheinen im lebenden Zustand der Zellen, sobald sie, wie in der Regel, Gebrauchsante sind, stets flüssig zu sein. Ob in lebenden Samen tropischer Pflanzen mit Fetten von hohem Schmelzpunkt, z. B. Cocus nucifera + 20 bis + 28°, Myristica) die Fette flüssig bleiben, wenn die Samen in relativ niedrige Temperatur gebracht werden, und wie tief diese sinken muß, um eine Erstarrung zu bewirken, weiß man nicht. Ich glaube nicht, daß Fettkristalle, welche vielfach in Samen gefunden wurden (z. B. Elaiis guianensis, Molisch 1913, Fig. 37), in lebenden Samen vorkommen; auch Tunmann (1913, S. 155) sagt: In sehr fettreichen alten Samen trifft man zeitweilig Fettkristalle an.

Die Viskosität der flüssigen Fettante muß sehr verschieden sein, denn manche Fette sind ganz leichtflüssig, manche sehr zähflüssig. Wichtig ist es, daß wir wissen, daß der Brechungsindex der Fette zwischen ungefähr 1,42 und 1,49 liegt (Strohmer 1885, Klimont 1911, Scheij (Rec. de travaux chim. de Pays Bas 18, 169). Nach Strohmer ist nD bei 16° C für Olivenöl = 1,470, für Rapsöl = 1,474, Rizinusöl = 1,483, Mohnöl = 1,478. Klimont gibt den Brechungsexponenten für Leinöl bei 18° C = 1,4795—1,4810, für Sojaöl bei 15° C = 1,4731—1,4745, für Sesamöl = 1,4725 —1,4730 an.

Das Fett kommt also bei den Pflanzen sicher in den allermeisten Fällen in Form stark lichtbrechender, optisch homogener Tropfen vor.

Bei den Angiospermen und Gymnospermen finden sich Fettante äußerst häufig in den Samen. Zahlreiche Nachweise darüber findet man bei Nägeli (Die Stärkekörner, 1858, S. 467). Dort liegt das Fett im zellsaftantenfreien, relativ trocknen Zytoplasma, welches wie der Zellkern entweder von den in den Trophoplasten herangewachsenen kristallinischen Stärkekörnern oder von aus prall gefüllten Zellsaftvakuolen entstandenen Aleuronkörnern oder von beiden ergastischen Gebilden zusammengepreßt ist. Die dadurch entstandenen Zytoplasmalamellen sind dann von höchstens 3 μ großen Fettröpfchen durchsetzt.

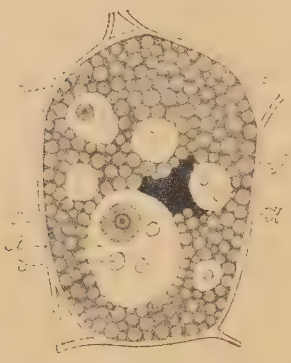


Fig. 101. Zelle des Keimblattes des ruhenden Samens von Prunus domestica. In Glyzerin liegende Rasiermesserschnitte aus in 1 proz. Osmiumsäure geschwärztem Material. *K* Kern, *F* Fettropfen, *A* Aleuronkorn mit *G* Globoid, *O* Oxalatdrusen. Fettropfen, Aleuronkörner und Globoide sind nur in Umrissen wiedergegeben. Die Globoide sind nach frischem Material eingezeichnet. Leukoplasten sind nicht wiedergegeben. Vergrößerung 975.

In Fig. 101 ist der Querschnitt durch eine Parenchymzelle des Keimblattes des ruhenden Samens von Prunus domestica dargestellt, wie er nach der Fixierung mit Osmiumsäure erscheint.

Die Fettröpfchen haben einen Durchmesser von 1 bis 3 μ, meist 2 bis 2,5 μ.

In einer in Fig. 102 dargestellten Zelle des Keimblattes von Helianthus annuus ist die Größe der Fettropfen 0,5 bis 2 μ, meist 1 bis 1,5 μ.

Kleiner sind die Tropfen schon bei Linum usitatissimum, wo sie einen Durchmesser von 0,5 bis 1,5 μ besitzen können, meist aber einen solchen von 0,75 bis 1 μ aufweisen. In diesen drei Fällen ist das Zytoplasma und der Kern nur durch die Aleuronkornvakuolen zusammengedrückt worden. Die Fettropfen haben sich vor dem Festwerden der letzteren gebildet und ragen deshalb etwas in sie hinein, einen Eindruck in die festen Aleuronkörner veranlassend.

In den große Stärkekörner, kleine Aleuronkörner und Fett führenden Samen von Glycine soja sind die im Zytoplasma liegenden Fettropfen noch kleiner als in den drei vorher besprochenen Beispielen; sie haben meist einen Durchmesser von 0,3 bis 0,4 μ.

So liegt es nahe anzunehmen, es gäbe auch Samen, in denen das Fett in unsichtbar kleinen Tropfen läge. Mir ist bisher kein derartiges Beispiel bekannt geworden.

Czapek führt (1913, S. 710) in seiner Biochemie aus: „Am häufigsten aber ist das Fett im Plasma in äußerst feiner, wohl amikroskopischer, Emulsion vorhanden, welche optisch auch bei stärksten Vergrösserungen nicht auflösbar ist (Ölplasma von Tschirch).“ Er sagt auch (1915, S. 101): „Die Schutzwirkung bei Fettkolloiden zeigt sich sehr augenscheinlich in den Veränderungen während der Keimung. Im ungekeimten Samen ist das Fett in kolloider Form

im Plasma verteilt und wird offenbar durch Schutzkolloide in kolloiddisperser Form erhalten". Czapek hat die Sache augenscheinlich nicht untersucht und vermutet nur, daß sie sich so verhalte. Er bezieht sich auf Tschirch und Kritzler (1900), Wakker (1888) und Andrews (1903). Tschirch sagt (1900, S. 222) nur: „Das Öl ist in den Samen nicht in Tröpfchenform, sondern in homogener Mischung mit dem Zytoplasma als „Ölplasma" (Tschirch) enthalten". In der Dissertation von Kritzler (Bern 1900, S. 76) findet man dasselbe. Andrews schließt aus der gleichmäßigen Schwärzung des zwischen den Proteinkörnern liegenden Plasmas durch Chrom-Osmium-Essigsäure auf eine homogene Verteilung des Fettes. Tschirch und Oesterle (Anatomischer Atlas, Leipzig 1893, S. 152) sagen: „Es (das Plasma) ist, wie dieses bei Samen die Regel ist, aufs innigste gemischt mit fettem Öl. Ob dieses Ölplasma nicht sogar (hier wie anderwärts) eine schon durch Wasser zerstörte chemische Verbindung repräsentiert, bleibt zu untersuchen".

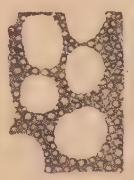


Fig. 102. Stück einer Zelle des Keimblattes des ruhenden Samens von Helianthus annuus. Nach in Glyzerin liegenden Rasiermesserschnitten von mit 1 proz. Osmiumsäure fixiertem Material. Aleuronkörner Umrißzeichnung, Fetttropfen körperlich gezeichnet. Vergr. 975.

Nur Wakker sieht (S. 455) das Fett nach Osmiumsäurebehandlung der Samen klar als Tröpfchen und spricht auch S. 487 von gleichmäßig im Protoplasma verteilten Öltröpfchen. Nur seine Figuren lassen uns im Stich; sie zeigen nur die sonst auch von ihm zur Darstellung des Zytoplasmas benutzte Körnelung. Er sagt aber durchaus nichts von Vorkommen des Fettes in optisch nicht auflösbarer Verteilung.

Übrigens hat schon Pfeffer (1872, S. 524) gesagt: „Auch die Grundmasse, in der Proteinstoffe und Fett innig gemengt sind, kann man vielleicht als organisierten Körper ansehen. Ich verglich jene schon früher einem Protoplasma, in welchem das Wasser durch Öl ersetzt ist, welcher Vergleich übrigens ein nur bildlicher sein soll".

Mir scheinen sich alle diese Angaben über homogen im Zytoplasma der Samen verteiltes Fett auf alte, abgestorbene Samen zu beziehen. Wenigstens zeigten sechs Jahre alte Samen von Helianthus schon an einigen Stellen keine Tropfen mehr, und ganz alte Samen von Paeonia peregrina besaßen homogen von Fett durchtränktes Zytoplasma. Es wäre zu wünschen, daß die Frage noch genauer geprüft würde an möglichst vielen frischen und, unter Berücksichtigung der Keimfähigkeit, auch an alten Samen.

Ganz ähnlich wie in den Samen verhält sich Lagerung und Größe der Fettropfen in den von Zellsaftanten freien Zellen der Wurzelknollen von Cyperus esculentus, deren Zytoplasma und Zellkern durch Stärkekörner zusammengedrückt wird. In Fig. 103 ist dieser Fall dargestellt.

Große Zellsaftvakuolen führende Zellen der Wurzeln und Achsen enthalten gegenüber diesen gegen 20 % Fett führenden Wurzeln von Cyperus im allgemeinen sehr wenig Fett. Der Rohfettgehalt (König 1903, S. 704 und Czapek 1913, S. 746) solcher Achsen und Wurzeln liegt gewöhnlich zwischen 0,1 und 2,0 %

der Fettgehalt wird danach kaum 0,03 bis 1,0 % betragen. Als Beispiel für eine solche Zelle soll die Parenchymzelle aus dem Rhizom von Yucca filamentosa dienen, die in Fig. 104 dargestellt ist.

Wie die Figur zeigt, ist das Zytoplasma durch die zentrale Zellsaftvakuole zu einem äußerst dünnen Wandbelag ausgedehnt, in dem Zellkern, Trophoplasten und Fettropfen liegen, sich tief in das zentrale Zellsaftant hineinwölbend. Die Fettröpfchen von Yucca können bis zu 2 μ groß werden, meist haben sie einen Durchmesser von 1 μ.

Parenchymzellen der Achsen und Wurzeln, welche mehrere Zellsaftante oder Zellstoffante und Stärke enthalten, verhalten sich zwischenartig. Bei Zellen mit Zytoplasmasträngen, welche durch die zentralen Zellsaftante ziehen, sieht man selbstverständlich die Fettropfen ebenfalls in die Zellsaftante hineingewölbt, welche sich bei Strömung des Zytoplasmas mit bewegen.

Fig. 103. Parenchymzelle der Knolle von Cyperus esculentus. Nach in Glyzerin liegendem, aus mit 1 proz. Osmiumsäure fixiertem Material hergestellten Rasiermesserschnitten gezeichnet. *K* Kern, *S* Stärkekörner, *F* Fettropfen. Vergrößerung 975.

Die gewöhnlichen Mesophyllzellen besitzen wie die gezeichneten Zellen von Yucca ein großes Zentralzellsaftant und verhalten sich bezüglich der Lagerung und Größe der Fettropfen anscheinend genau wie diese. In keinem Laubblatt sind allerdings bis jetzt mit Sicherheit Fettante nachgewiesen worden, aber es ist sehr wahrscheinlich, daß die in unseren Beispielen beschriebenen kleinen Öltröpfchen Fettante sind.

Wie das Beispiel von Collomia zeigt, können Fettante unter Umständen einem Blatt ganz fehlen, oder, wie Arabis zeigt, nur in ganz geringer Menge vorhanden sein. Unter allen Umständen sind die Fettante der Laubblätter von der normalen geringen Größe. Der chemische Nachweis des Fettes wird in den Laubblättern durch das Vorkommen des Assimilationssekretes und das des Mesekretes sehr erschwert. Was man bis jetzt als Fett beschrieben hat, waren wohl stets diese Sekrete. Für die immergrünen Blätter habe ich (1917 d) gezeigt, daß die Öltropfen, welche z. B. Haberlandt (1882), Schulz (1888) und Lidfors (1893) als Fett betrachteten, Mesekret sind.

Auch in den embryonalen Zellen der Laubblattanlagen der Winterknospen der Linde (Fig. 105) kommen keine besonders großen

Fettropfen vor, wie es ja möglich wäre, wenn Zytoplasma, Kern und Trophoplasten an die Zellwand gedrängt, und in den zellsaftantenfreien Protoplasten eine zentrale Zellsaftvakuole gebildet würde. Höchst selten steigt der Durchmesser eines Tröpfchens auf 3,5 μ, gewöhnlich sind die Tröpfchen 0,5 bis 2,5 μ, meist 1,0 bis 1,5 μ groß.

Man sieht, daß der gerundete Zellkern die Mitte des 10 bis 15 μ langen und 8 bis 10 μ breiten Querschnittes der Zelle, das Zytoplasma mit den Trophoplasten und den Fettropfen den übrigen Raum einnimmt.

Es liegt hier wirklich Fett vor. Es ist ein solches von butterartiger Konsistenz aus den Knospen dargestellt worden (Gebr. Branco, Bäckerztg. 1917, Nr. 14). Es ist wahrscheinlich ganz dasselbe Fett, welches Fischer besonders (Pringsheim's Jahrb. Bd. 22, 1891) im Holz der Linde nachwies, und welches Thoms und Michaelis zu 6,8 % aus dem Holz abschieden (Bericht d. Deutsch. pharm. Ges. 1916, S. 185). Ich fand das Fett des Holzes von butterartiger Konsistenz, leicht trocknend und sich ebenso wie die Fettropfen der Knospen mit Osmiumsäure stark schwärzend.

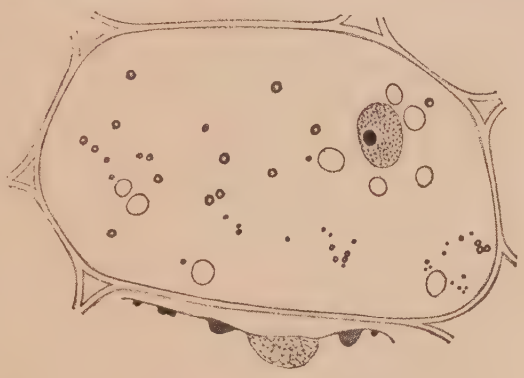


Fig. 104. Parenchymzelle aus dem Rhizom von Yucca filamentosa. Zytoplasmabelag mit Kern, Trophoplasten und Fettropfen in der Aufsicht. Die Trophoplasten nur im Umriß gezeichnet. Neben dieser Figur ist ein Stück des abgehobenen Protoplastenbelags im Querschnitt dargestellt. Nach Mikrotomschnitten aus mit 1 proz. Osmiumsäure fixiertem Material, welches in Paraffin eingebettet worden war. Nur die Kerne sind nach mit Sublimateisessig fixiertem und nach Heidenhain gefärbten Schnitten eingezeichnet.

Es ist zu vermuten, daß sich fetthaltige Pollenkörner der Angiospermen ähnlich verhalten wie diese embryonalen Zellen, nur würde die Frage zu berücksichtigen sein, ob sich das Fett nur in der vegetativen oder auch in der generativen Zelle findet.

Gegenüber den allgemein verbreiteten flüssigen Fettanten des Zytoplasmas der Angiospermen bilden die talgartig-festen Fettante nur eine kleine Gruppe. Sie sind wahrscheinlich stets ökologische Ante des Fruchtfleisches, ähnlich wie die flüssigen Fettante der Olivenfrucht und der Ölpalmenfrucht (Arthur Meyer 1884, S. 13 und 22). Ich habe als Beispiel für feste Fettante, die Talgante des Fruchtfleisches der Rhusarten beschrieben und verweise auf das dort gesagte.

Einer eingehenden Besprechung müssen wir die optisch inhomogenen, gemischten Fettante unterziehen, die als Elaioplasten bekannt sind. Wir können das in ihnen enthaltene Öl jetzt, nach meiner Untersuchung, mit ziemlicher Sicherheit als Fett bezeichnen und dürfen sie deshalb hierher stellen. Daß die Elaioplasten Ge-

brauchsante und zwar Reservestoffante sind, geht aus ihrem Verhalten in den sich entwickelnden und ausgewachsenen Organen der Pflanzen klar hervor. Sie bestehen aus einer ergastischen Eiweißgallerte, deren chemische Natur noch näher zu untersuchen ist, in welcher Fettropfen verschiedener Größe liegen.

Ich habe die von Wakker (1888) zuerst beschriebenen Ante von der Epidermis von Vanilla planifolia (Fig. 106) untersucht und in den Beispielen beschrieben. Man kennt zahlreiche Fälle des Vorkommens dieser vorzüglich bei Monokotyledonen verbreiteten Ante. Zimmermann (1893a, S. 185) wies sie bei Funkia, Dracaena, Ornithogalum, Agave, Oncidium und Psilotum (1893 a, S. 327) nach, sah auch schon, daß ihre Granulierung durch kleine Kugeln hervorgerufen wurde und zeigte, daß das Stroma durch Salpetersäure und durch Millon's Reagens gefärbt wurde. Raciborski (1893) findet auch bei Albuca- und Gagea-Arten Elaioplasten, deren Neuentstehung er beobachtet und deren vollständige Resorption lange vor dem Absterben der sie beherbergenden Zellen er erkennt. Politis (1911) hat Elaioplasten bei 22 Monokotyledonen-Familien gefunden, unter anderem auch bei Yucca filamentosa und Dioscorea sativa, und hat sie auch zum ersten Mal bei den Dikotyledonen, in der Familie der Malvazeen, so z. B. bei Gossypium und Malva rotundifolia nachgewiesen. Immer liegen sie im Zytoplasma und sind am konstantesten in den Blättern zu finden. Sie vermehren sich normal durch Neubildung, sehr selten durch Knospung und, was im Vergleich mit den Allinanten interessant ist, auch durch passive Teilung bei der Zellteilung.

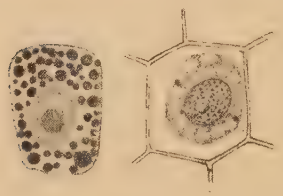


Fig. 105. Embryonale Zelle aus der Laubblattanlage einer Winterknospe von Tilia parvifolia. *a* Nacheinem in Glyzerin liegenden Mikrotomschnitt von mit 1 proz. Osmiumsäure fixiertem Material. Vergr. 1300. Zytoplasma, Kern und Fettropfen sind sichtbar. *b* Eine gleiche Zelle nach mit Flemming's Flüssigkeit fixiertem und nach Heidenhain gefärbtem Material. Zytoplasma, Chromatophoren und Vakuolen der Fetttropfen sind sichtbar. Vergrößerung 1300.

Die Ante der Antherenhaare von Cyclanthera, welche Riss (1918) als Elaioplasten beschreibt, gehören wahrscheinlich nicht hierher und sind noch genauer zu untersuchen.

Die Gymnospermen und Pteridophyten verhalten sich anscheinend im Prinzip wie die Angiospermen.

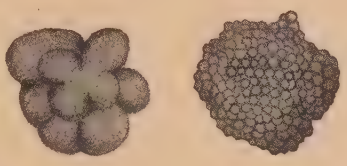
Für das Verhalten der Fettante in den Achsen der Pteridophyten gebe ich weiter unten ein paar Beispiele. Makrochemisch ist Fett sicher in Pollenkörnern nachgewiesen worden. Kresling hat den Pollen von Pinus sylvestris untersucht. Er zog den Pollen mit Petroleumäther aus und erhielt 10 % eines Fettes von Butterkonsistenz. In der Kälte schied sich daraus ein bei 68,5° schmelzendes „Wachs" aus. Das wachsfreie Fett lieferte 5,6 % Glyzerin. Es enthielt ferner Ölsäure und Palmitinsäure.

Öltropfen in Sporen der Pteridophyten sind wohl allermeist Fettropfen. Von Buchholz, Flückiger, Langer, Bukowski, Rathje (1908) wurden die Sporen von Lycopodium clavatum untersucht. Man fand ungefähr 49 % Chloroformtrockensubstanz. Aus dem

Fett wurden erhalten 81 % Lycopodium-Ölsäure, 3,2 % Dioxystearinsäure, 1,13 % Stearinsäure, 0,85 % Palmitinsäure, 2,0 % Myristinsäure, 7,8 % Glyzerin, 0,43 % Unverseifbares, 0,03 % anorganische Substanz. Alte Sporen von Lycopodium clavatum, die ein sich mit Osmiumsäure stark färbendes Fett enthielten, gaben keine brauchbare Auskunft über die Lagerung des Fettes.

Gutes lebendes Material konnte ich von Polypodium musaefolium prüfen. In Sporen, die 4 Stunden in 2 proz. Osmiumsäure gelegen hatten, war das Fett nur in einzelnen Fällen dunkel gefärbt, während sich die herausgedrückten Fettropfen schnell in der Osmiumsäure dunkel färbten. Die Sporen waren mit zahlreichen Öltröpfchen, von kleinstem bis 15 μ Durchmesser, angefüllt. Der Kern schien an die Wand gedrückt zu sein. Setzte man zu den lebenden Sporen konzentrierte Schwefelsäure hinzu, so flossen die Tröpfchen zu einem großen Tropfen zusammen, der z. B. bei einer Spore von 40,8 μ Breite und 52,5 μ Länge einen Durchmesser von 36 μ besaß.

Die Chloroplasten führenden Zellen der Moose verhalten sich ähnlich wie die Mesophyllzellen der Angiospermen. Bei Mastigobryum fanden wir eine relativ kleine Zahl ungefähr 1 μ großer Öltropfen. Bei Mnium undulatum konnte ich im Dezember im Zytoplasma der Blattzellen zahlreiche sehr kleine (0,3 μ) Tröpfchen mittelst Osmiumsäure + konz. Schwefelsäure nachweisen, welche dunkel gefärbt im Zytoplasma lagen.



a *b*

Fig. 106. Elaioplasten von Vanilla planifolia. Nach in Wasser liegenden, lebenden Schnitten. *a* Aus der Epidermis der Oberseite des zweiten Laubblattes eines Sprosses. *b* Aus der Epidermis der Oberseite des fünften Laubblattes desselben Sprosses. Vergr. 650.

Bei den grünen Algen kommt sehr wahrscheinlich Fett häufig in den Sporen vor. Oltmanns (1905, Bd. 2, S. 147) sagt z. B.: „Wir haben ja im ersten Band hinreichend oft erwähnt, wie die Hypnozygoten sich mit fettem Öl füllen, und z. B. für Spirogyren wird von mehr als einem Autor beschrieben, wie in den Zygoten anfänglich vorhandene Stärke zugunsten des Öles verschwindet, nachher aber bei der Keimung wieder auftritt.“ Auch in dem Vegetationskörper der grünen Algen ist das häufige Vorkommen von Fett angenommen worden. Oltmanns sagt (II, S. 157): „Im Gegensatz zu solchen Algen (die Stärke usw. führen) bilden alle Vertreter der Heterokontengruppe infolge der Assimilation öl- oder fettartige Tröpfchen, die in Alkohol nicht immer löslich sind“. „Auch bei Vaucheria wird reichlich Öl angetroffen, Stärke nie“. Und Band I, S. 318 sagt Oltmanns: Als Reservesubstanz tritt überall in Schläuchen von Vaucheria fettes Öl auf“. — Meine Untersuchung hat mir gezeigt, daß die in den Schläuchen von Vaucheria vorkommenden Öltropfen kein Fett, sondern Assimilationssekret sind. Allerdings kommen außer den Tropfen des Assimilationssekretes, welches sich auch bei längerer Einwirkung der Osmiumsäure nur wenig färbt, auch noch andere Öltropfen von 0,5 bis 0,8 μ Durchmesser zer-

streut in den Schläuchen vor, welche sich mit Osmiumsäure schwarz färben und die ich für Fett halten möchte.

Von den Diatomeen sagt Oltmanns S. 147: „Ölalgen sind endlich auch die Diatomeen. Schon Lüders (Botan. Zeitung 1862, S. 41) hat darauf hingewiesen, daß in den Diatomeen das Öl bei raschem Wachstum abnimmt, aber zunimmt, wenn die Vermehrung verlangsamt wird. Ähnliche Angaben kehren bei späteren Autoren (Pfitzner, Karsten, Lauterborn, Beijerinck) wieder, und man kann sich leicht davon überzeugen, daß dies zutrifft. Genauere Angaben freilich fehlen. Die Ölmassen sind meistens außerhalb der Chromatophoren zu beobachten, wie diejenigen von Vaucheria. Mereschkowsky aber findet auch Öl in den Farbkörpern der Diatomeen".

Heinzerling (1908, S. 21) hat in seiner unter meiner Leitung ausgeführten Arbeit die Öltropfen der Diatomeen besprochen, die schon von Pfitzner (1871, S. 34) als Assimilationsprodukte der Diatomeen betrachtet wurden und die Pfitzner (1871, S. 33) und Lauterborn (1896, S. 30), Benecke (1900, S. 540) für Fett hielten. Auch Heinzerling findet keine Tatsache, welche entscheidend ist für die Frage, ob die Öltropfen der Diatomeen Gebrauchsante oder Sekretante sind. Er weist zuerst auf die Erfahrung hin, die Lüders (1862, S. 42), Pfitzner (S. 34), Lauterborn (S. 30), Benecke (S. 549) machten, daß die Diatomeen um so mehr Öltropfen enthalten, je mehr sie an frischem Wasser Mangel leiden. Als er Navicula cuspidata 30 Stunden verdunkelte, nahmen die Öltropfen nicht ab, wohl aber, als er die Pflanze 30 Stunden in ein verdunkeltes Vakuum brachte. Bei Pinnularia nobilis hat das Öl zugenommen, als sie 30 Tage bei Luftabschluß über Kalilauge zugebracht hatte.

Aus diesen Erfahrungen läßt sich kein Schluß über die Natur der Öltropfen machen. Auch die Erscheinung, die Oltmanns betonte, daß das Öl bei raschem Wachstum ab-, bei langsamer Vermehrung zunimmt, kann auf Fett und Assimilationssekret gedeutet werden.

Von den mikrochemischen Reaktionen, welche Heinzerling anstellte, ist das Verhalten der Öltropfen gegen 30 proz. Natronlauge erwähnenswert. Er sagt: „In 30 proz. Natronlauge werden die vorher runden Tropfen nach ca. 3 Stunden eckig, nehmen langsam an Größe ab und sind nach 5 Stunden nicht mehr zu sehen. Meine tastenden Versuche, die ich mit Pinnularia viridis vornahm (siehe unter den Beispielen), geben nur einen Hinweis darauf, daß Fett und Sekret vorliegen könnte; die Frage muß eingehend mikrochemisch geprüft werden. Wenn Fett- und Sekrettropfen vorlägen, müßte man bei allen Untersuchungen danach streben, die beiden Tropfenarten von vorn herein auseinanderzuhalten.

Ich möchte übrigens auf Heinzerling's kritische Besprechung der Elaioplasten Mereschkowsky's (1903, S. 77) hinweisen.

Nach König und Bettels (Zeitsch. Unters. Nahrungs- und Genußmittel, 1905, S. 457) lieferten lufttrockene Gelidium-Arten 0,73 bis 0,98 % Ätherextrakt-Trockensubstanz, was uns also aussagt, daß sie sicher nicht mehr Fett enthalten können, aber wahrscheinlich viel weniger enthalten. Oltmanns sagt über die

Florideen (S. 148): „Vereinzelt taucht Öl auch bei den Florideen auf, z. B. gibt Wakker solches bei Laurencia und Pleiomium in geringer Menge an (vergl. auch Berthold)". Bei Florideen wie bei den Phaeophyzeen ist noch eine eingehende Untersuchung über die Öltropfen nötig.

Für die Zyanophyzee Nostoc Phylloderma wird von Namikawa (Chemisches Zentralblatt 1916, II, S. 544) ein Rohfettgehalt von 0,93% angegeben. Mikrochemisch hat Kohl (1903, S. 53) Tolyopothrix genauer auf Fett untersucht. Zacharias hatte schon sich mit Osmiumsäure schwärzende Tröpfchen im peripheren Plasma gefunden, die nach Zusatz von Alkohol verschwanden. Auch Kohl fand in dem peripheren Plasma, nicht im Zentralkörper, liegende, sich mit Buttergelb und Sudan färbende, mit Osmiumsäure schwärzende Tropfen. Die mit Osmiumsäure geschwärzten Tropfen lösten sich langsam in Xylol. Die mit den Fettfarbstoffen gefärbten Tropfen lösten sich leicht in Äther, Benzol, Chloroform und Schwefelkohlenstoff, nicht in Eisessig und Chloralhydrat (5 + 2). In Kalilauge und konz. Salzsäure lösten sie sich nicht. Es ist nicht unwahrscheinlich, daß diese Öltropfen aus Fett bestehen.

Bei den Pilzen kommen Fettante sicher sehr häufig vor. Die Sklerotien von Claviceps purpurea z. B. enthalten, wie wir schon sahen, wesentlich ein Neutralfett, dem nur 2,5% freie Fettsäure beigemischt sind. Durch Pressen kann man 13% Fett, mittels Äthers 30 bis 50% Rohfett aus den Sklerotien gewinnen (Flückiger 1891, S. 295). Nach Tunmann (1913, S. 168) gelingt übrigens mit diesem Fette die Ammon-Kali-Probe „schlecht und nicht immer". Wie wir sahen, sind die mit Äther extrahierten Fette aus Myzelien und Fruchtkörpern meist sehr reich an freien Fettsäuren (Literatur bei Brahm 1911, S. 111—113, Czapek 1913, S. 757). So hat Opitz (1891, S. 290) in dem dickflüssigen, glyzerinhaltigen Fette von Amanita pantherina 50% der vorhandenen Fettsäuren in freiem Zustand gefunden. Bei Boletus luridus waren 62,3% Fettsäure frei. Über das Fett der Hefepilze findet man Literatur bei Kohl (1908, S. 41) und Czapek (1913, S. 756). Es ist auch das Fett der Sporen von Ustilago Mayidis durch Zellner (1910, S. 441) untersucht worden. Er fand 1 bis 4% der lufttrocknen Sporen in Petroleumäther lösliche Stoffe und wies Glyzerin und Ölsäure nach.

Über das Vorkommen des Fettes bei den Pilzen finden wir bei de Bary eine ausführliche Darstellung, welche wir am besten hier ganz wiedergeben. Zuerst schreibt er (1884, S. 7):

„In der lebhaft vegetierenden Pilzzelle sind die Fette wie in anderen Zellen als kleine Tröpfchen verteilt in dem Protoplasma, dessen „körnige" Beschaffenheit oder Trübung zum Teil verursachend; in jenen Reservestoff aufspeichernden Ruhe- und Involutionszuständen können sie sich zu großen, stark lichtbrechenden Tropfen ansammeln, welche den größten Teil des Zellraumes einnehmen. Beispiele sind die erwähnten Sklerotien von Claviceps, der Thallus von Sphaeria Stigma Fr., Sph. discreta Schw., eutypa Fr., Vermicularia minor, alte Schimmelpilze, viele Sporen usw.

In vielen Fällen sind die Fettansammlungen nicht oder schwach gefärbt. In anderen kommt das Fett intensiv gefärbt vor, wenn man nach der Analogie der chemisch genau untersuchten Fälle von Fett reden darf, wo es sich um Körper handelt, von welchen man nur das eine mit Sicherheit kennt, daß sie mit den Fett-

ansammlungen in dem Aussehen und den gewöhnlichen mikrochemischen Reaktionen übereinstimmen. Sind die in Frage stehenden Körper wirklich als chemisch definierte Fette zu betrachten, so bleibt ferner die Frage noch zu entscheiden, ob die Färbungen den Fetten selbst angehören oder von differenten Farbstoffen herrühren, welche den Fettansammlungen selbst als ihren Trägern beigemengt wären. Mit diesen Vorbehalten mögen die durchweg der strengen chemischen Untersuchung bedürftigen, mikrochemisch-fettähnlichen Körper als gefärbte Fettansammlungen bezeichnet sein, welche bei so vielen Pilzen — Uredineen, Tremellineen, Stereum hirsutum, Sphaerobolus, Pilobolus, vielen Pezizen wie P. aurantia, fulgens usw. — das charakteristische gelbe bis ziegelrote Kolorit bedingen. Sie finden sich in lebhaft vegetierenden und wachsenden Zellen fein zerteilt durch das Protoplasma, dieses gleichförmig färbend — nach Tötung der Zellen aber auch — häufig zu größeren Tropfen zusammenfließend; in alten Zellen treten sie auch spontan nicht selten in letzterer Form auf. — Bei den Uredineen, nach COEMANS auch bei Pilobolusarten zeigt der rote Farbstoff die charakteristische Reaktion, daß er durch Schwefelsäure intensiv blaue Farbe annimmt, welche rasch in ein schmutziges Grün übergeht und dann bis zur Entfärbung abblaßt; eine Reaktion, welche auch dem ähnlich roten Farbstoff vieler nichtpilzlicher Pflanzenteile und den roten Pigmentflecken (Augenpunkten) niederer Tiere zukommt. Den anderen oben genannten Pilzen fehlt diese Reaktion. Diese Tatsachen genügen, um auf nach den Einzelfällen verschiedene stoffliche Zusammensetzung der in Rede stehenden Körper hinzuweisen. Spektroskopisch wurden einige von SORBY untersucht."

Ferner sagt er über die Sporen (S. 113): „Die Membran der Pilzsporen umschließt einen dichten, anscheinend homogenen oder mit Körnern und Fettropfen verschieden reichlich durchsäten Protoplasmakörper. Derselbe erscheint bei Betrachtung der einzelnen Spore mit dem Mikroskope in der Regel farblos, seltener ist er durch eingelagerte Pigmente gefärbt. Das Fett, welches er in vielen Fällen enthält, tritt häufig in Form großer kugeliger Tropfen auf; bei Peziza acetabulum, Helvella elastica z. B. nimmt ein solcher, oft noch von kleineren umgeben, die Mitte der Spore ein. In vielen anderen Fällen sind kleine Öltröpfchen in dem Protoplasma regellos verteilt oder in ziemlich konstanter Zahl an bestimmte Orte gestellt. Der bekannteste und auffallendste Fall dieser Art findet sich in den elliptischen Sporen von Peziza vesiculosa, Sklerotiorum, Helvella esculenta und ähnlichen, welche in den Brennpunkten in der Regel je einen, seltener zwei Öltropfen zeigen. Von P. tuberosa und hemisphaerica sah ich an denselben Punkten bei Anwendung von Jod runde und unregelmäßige, vorher nicht sichtbare Körper erscheinen, welche die rotbraune Glykogenfarbe annahmen, während der übrige Inhalt gelb wurde."

Angaben über Fett der Pilze findet man ferner bei ZOPF (1890, S. 376). Seine Bemerkung, daß Einzeltropfen von Fett den Zellkern einhüllen können, ist wohl nachzuprüfen.

In DE BARYS Zusammenstellung sind schon die Punkte angedeutet, welche noch genauer zu untersuchen sind. Einmal wäre die relative Größe der Fettropfen etwas genauer zu beachten. Hier, wie in allen anderen Fällen hat man die absolute Größe der Tropfen und die „relative" Größe derselben auseinanderzuhalten, das heißt ihre Größe im Verhältnis zur Größe der Zelle, welche sie beherbergt. Die relative Größe der Fettante scheint nun auch bei den Pilzen nicht so bedeutend zu werden wie die der Zellsaftante bei den Angiospermen. Mir ist kein Fall bekannt, in dem ein Fettropfen einer lebensfähigen Zelle der Pilze den Protoplast zu einem sehr dünnen Belage zusammengedrückt hätte. Doch scheinen große Einzeltropfen immerhin häufiger zu sein als bei den Angiospermen. Meist sind auch bei den Pilzen in einer Zelle zahlreiche und relativ kleine Fettropfen vorhanden.

Bei Phykomyces nitens sind nach meinen Notizen vom 3. Tage nach der Keimung an größere und kleinere Fettropfen in den Myzelhyphen zu beobachten. In den Gemmen häufen sich Fett-

tropfen, ebenso im oberen Teile der Sporangienträger und der Kolumella, den Suspensoren und den Zygoten. In einer 210 μ langen und 130 μ breiten Kolumella der reifen Sporangien hatten die zahlreichen Tropfen meist einen Durchmesser von 5—40 μ, ähnlich waren die Verhältnisse in den Gemmen.

Ferner ist die Frage im Auge zu behalten, ob die Öltropfen der Pilze immer aus Fett bestehen. Es ist durchaus nicht ausgeschlossen, daß sich unter den Öltropfen auch Sekrettropfen finden, wenn es auch selten sein mag.

Vorzüglich ist die Entscheidung der Frage interessant, ob die Hauptmasse der gelb, rot, grünlich oder bräunlich (Zopf, 1890, S. 408) gefärbten Öltropfen aus Fett besteht. Vorzüglich hat Zopf (1892, 1890, S. 414) gezeigt, daß die gelbe und rote Färbung durch Karotine hervorgerufen werden kann, z. B. bei Pilobolus Kleinei (1892, S. 3), Bulgaria inquinans (S. 24) und Ditiola radicata (S. 46). Leider hat Zopf, der die Alkoholauszüge der Pilze verseifte, um aus den Seifen durch Petroläther das Carotin zu gewinnen, keine Öltropfen auf Fett untersucht.

Es wäre für uns sehr interessant, wenn die gefärbten Öltropfen aus Fett beständen, denn dann wäre erwiesen, daß in den Fettvakuolen, ähnlich wie in den Zellsaftvakuolen chemisch sehr verschiedenartige wasserlösliche Stoffe sich ansammeln, auch in den Fettvakuolen sich völlig verschiedenartige fettlösliche Stoffe anhäufen können. Danach würde es möglicher erscheinen, daß auch Phosphatide, Phytosterine usw. in den Fettanten vorkommen könnten.

Ganz ähnliche Fragen lassen sich natürlich auch für die gefärbten Öltropfen der Algen stellen.

Der Aufmerksamkeit empfehlen möchte ich noch die „globules graesseux“ Leger's (Recherches sur la structure des mucorinées, Poitiers 1896) die den Elaioplasten ähnlich zu sein scheinen, und die auch Bachmann (1900, S. 279) für Mortierella van Tieghemi beschreibt.

Über die Chemie des Fettes der Bakterien ist sehr wenig bekannt. Man findet Auskunft darüber in meinem Buche (1912, S. 216) und bei Czapek (1913, S. 753). Ich möchte nur bemerken, daß das Fett der Tuberkelbazillen, welches reich an höheren Alkoholen, arm an Glyzerin ist, vielleicht kein Reservefett ist, sondern eine ökologische Bedeutung hat, aber es wäre auch möglich, daß die Bakterienfette im allgemeinen arm an Glyzerin und reich an höheren Alkoholen wären. Ich (1899, S. 435) habe aus Bacillus tumescens etwas Fett dargestellt und konnte mit der Spur Rohglyzerin, welche ich abgeschieden hatte, keine sichere Glyzerinreaktion erhalten. Es handelt sich dabei bei den Bakterien anscheinend um nicht hervorragend saure Fette, denn Eisenberg (Arth. Meyer 1912, S. 225) sah die Fettropfen mit Nilblau rosa werden. Auch ungesättigte Fettsäuren scheinen sie selten zu enthalten, da sie sich meist mit Osmiumsäure nicht schwärzen.

Auf S. 204 sind Bakterienspezies aufgeführt, bei denen Fett vorkommt. In jungen Zellen derselben findet man noch zahlreiche, relativ kleine Tropfen, in älteren gut ernährten Oidien und Sporangien eine geringere Zahl größerer, die zusammen die Zelle fast ganz anfüllen können. So lange die Tropfen relativ klein sind,

sind sie kugelförmig, werden sie groß, so platten sich die vom Zytoplasma umhüllten Tropfen gegenseitig ab, auch strecken sie sich natürlich etwas, wenn sie für die Breite der Zelle etwas zu groß werden. Selbstverständlich ist die absolute Größe der Fettropfen der Bakterien gering, denn die sie beherbergenden Zellen sind sehr klein. Spirillum giganteum, der Riese unter den Bakterien, ist nur 1,5 μ dick, die Zellen des großen Bacillus tumescens sind ungefähr 1,7 $\times$ 7 μ groß.

Über das Fett der Protozoen sagt Doflein (1916, S. 107):

„Ähnlich wie bei den Diatomeen sind auch bei den Flagellaten fette Öle weit verbreitet. Sie finden sich bei sehr vielen der Formen mit Chromatophoren, und zwar treten sie besonders reichlich bei der Bildung von Dauerzuständen auf. Vielfach sieht man sie lebhaft rot gefärbt durch das Auftreten von Hämatochrom. Öle sind auch sehr verbreitet bei Cystoflagellaten (Noctiluca) und Peridineen, ferner bei Radiolarien in Form der charakteristischen Ölkugeln. Letztere werden bei der Schwärmerbildung verbraucht. Sicherlich spielen sie aber auch eine Rolle bei der hydrostatischen Bewegung der Radiolarien. Auch bei Ciliaten ist Fett nachgewiesen worden, so bei Nassula aurea, bei Opalina ranarum, ferner bei Sporozoen (Gregarinen, Myxosporidien). Fettspeicherung findet im Körper von Protozoen (besonders untersucht bei Infusorien durch Nierenstein) nach Fütterung mit Eiweiß und auch Kohlehydrat statt. Nach den Untersuchungen von Roessle bei Paramaecium und Doflein bei Trypanosoma tritt bei längerer Kultur in serumhaltiger Flüssigkeit Fett in großer Menge in diesen Protozoen auf. Borgert hat bei dem Radiolar Aulacantha scolymantha fettige Degeneration beschrieben. Unter Degenerationserscheinungen treten in der Zentralkapsel, auch eventuell sonst im Plasma, Fettkugeln auf, welche ihrer Entstehung nach teils auf das Plasma, teils auf den Kern zurückzuführen sind."

Dazu ist zu bemerken, daß für das Fett der Autoplasten führenden Flagellaten dasselbe gelten wird, was ich für das Fett der Algen auseinandergesetzt habe. Die Flagellaten, denen Autoplasten fehlen, werden sich ähnlich wie die Pilze verhalten. Die Resultate der Versuche, welche Nierenstein mit Paramaecium caudarum anstellte, zeigen, daß die Öltropfen dort Reservestoffante sind. Sie färbten sich mit Osmiumsäure und mit Sudan und die rot gefärbten Tropfen traten besonders schön nach Zusatz verdünnter Kalilauge hervor. Die Angabe Borgerts, die Fett in Beziehung zum Kern setzt, ist höchstwahrscheinlich unrichtig.

b) Selbstuntersuchte Beispiele für die Eigenschaften der Fettante der Pflanzen und ihre Lage im Protoplasten.

In diesem Kapitel bezeichne ich fettähnlich aussehende Ante, deren Fettnatur nicht genügend sichergestellt ist, als Öltropfen, nur die Ante, die höchstwahrscheinlich oder sicher Fettante sind, als Fettropfen.

Optisch homogene, flüssige Fettante der Angiospermen.

Nur Fett führende Samen.

Prunus domestica, Keimblätter.

Das Material wurde ungefähr eine Woche in 1proz. Osmiumsäure gelegt. Es wurden sehr kleine Stückchen benutzt, und die Schnitte wurden von deren Peripherie entnommen, weil die Schwärzung und Härtung der Fettropfen nur dort genügend und die Form der Tropfen nur dort gut erhalten ist. Das Material wurde mit Wasser schnell abgespült, und es wurden mit dem Rasiermesser feine Schnitte desselben hergestellt.

Man sieht die Aleuronkörner den größten Raum in der Zelle einnehmen. Sie drängen das Zytoplasma zu Lamellen zusammen und deformieren den Kern. Die Leukoplasten haben wir nicht sicher nachgewiesen, sie scheinen relativ klein zu sein. In den Zytoplasmalamellen liegt das Fett in 1—3 μ großen Tropfen, meist sind sie 2—2,5 μ groß. Sie sind immer kugelförmig und haben sich in die Aleuronkörner eingepreßt, als diese noch weich oder flüssig waren, so daß man ihre Abdrücke auf der Oberfläche der Aleuronkörner findet.

Keimblätter von Helianthus annuus.

Ganz wie Prunus, nur sind die Fettropfen nur 0,5—2 μ, meist 1—1,5 μ groß.

Fett und Stärke führende Samen.

Keimblatt der ruhenden Samen von Glycine soja.

Die Samen enthalten 17—20% Fett (Braun, S. 49), welches aus Triglyzeriden der Palmitin-, Öl- und Linolsäure besteht. Matthes und Dahle (1911, S. 424) geben als Zusammensetzung des Gemisches der flüssigen Fettsäuren an: Ölsäure 70%, Linolsäure 24%, Linolensäure 6%. Außer den flüssigen Säuren kommen ungefähr 11,5% Palmitinsäure vor. Hier sind es die großen Stärkekörner, welche das Zytoplasma zusammendrängen. Das Fett lag in sehr kleinen Tropfen im Zytoplasma. Sie waren meist nur 0,3—0,4 μ groß, selten nahmen sie den Durchmesser von 1—1,5 μ an.

Fettfreie, stärkereiche Samen.

Keimblätter von Phaseolus vulgaris und Pisum sativum.

Für Pisum werden 1,46% Rohfett angegeben; dieses enthält aber wohl sehr wenig Fett, denn sowohl in den Zellen von Pisum als von Phaseolus lassen sich sowohl mit Salzsäure + Osmiumsäure als auch mit Osmiumsäure + Schwefelsäure nur ganz vereinzelt Öltröpfchen nachweisen, welche Fett sein könnten.

Zwiebelschuppen.

Zygodenus glaberrimus.

Untersucht am 29. Déz. Die Parenchymzellen mit Stärke vollgepfropft.

Osmiumsäure + Schwefelsäure: Es treten 10—20 Öltropfen von 2 μ Durchmesser hervor. Also sehr wenig Fett.

Narcissus pseudonarcissus.

14. Nov. Viel Stärke. Kaum ein Öltröpfchen.

Scilla festalis.

4. Nov. Wenig Stärke, viel Schleim. Zerstreute Öltropfchen von 1—2 μ Durchmesser, welche sich in Osmiumsäure + Schwefelsäure dunkler färben.

Ornithogalum umbellatum.

6. Nov. Sehr wenig Stärke, viel Schleim. Einige Öltröpfchen.

Mesophyll der Laubblätter.

Vinca minor.

30. Nov. Hie und da ein Öltropfchen im Zytoplasma. Also sicher äußerst wenig Fett, wenn solches vorhanden.

Yucca filamentosa.

30. Nov. Mit Osmiumsäure + Schwefelsäure in dem Zytoplasma der meisten Zellen keine Öltropfchen, hie und da ein vereinzeltes Tropfchen. Also sicher mindestens nur äußerst wenig Fett.

Collomia grandiflora.

1. Dez. Laubblatt der lockeren Rosette der erstjährigen Pflanze. Osmiumsäure + Schwefelsäure läßt keine Öltröpfchen erkennen.

Arabis muralis. Rosette der ein Jahr alten Pflanze.

Meist leere Stärke und Öltropfchen. In einem Blatte Stärke und mit Osmiumsäure + Schwefelsäure einige sich bräunende Öltropfchen von ungefähr 1 μ Durchmesser.

Sedum Cepaea.

30. Nov. Schönes Objekt. Starkeleer. Im Zytoplasmabelag außerhalb der Chloroplasten und zwischen ihnen Öltropfchen von kleinsten bis 2,5 μ Durchmesser, meistens vom Durchmesser 1 μ. Mit Osmiumsäure und Osmiumsäure — Schwefelsäure nur hellbraun werdend.

Ilex aquifolium.

1. Dez. Einige kleine Öltropfen, die Fett sein könnten, die in jungen Blättern meist 0,8 μ, in älteren 1—2 μ groß sind, im Zytoplasma.

Taxus baccata.

30. Nov. Im Zytoplasma neben den großen Sekrettropfen zahlreiche Tröpfchen, die in einjährigen Blättern 0,8 μ, in 4jährigen 1 μ groß sind und vielleicht Fettante sein dürften. Nilblau färbt sie rot. Osmiumsäure färbt bräunlich. Rauchende Salpetersäure läßt homogen, doch bei der Kleinheit der Tropfen nicht ganz beweisend. Ammon-Kali bildet keine Kristalle.

Achsen-Parenchym.

Reichlich Fett.

Rhizom von Trillium grandiflorum.

30. Oktober. Stärkehaltig, daneben viele Fettropfen. Osmiumsäure + Schwefelsäure: Die 1,5—3 μ großen Fettropfen werden gebräunt.

Ammon-Kali: Die Fettröpfchen bleiben allein auffällig und verwandeln sich nach 48 Stunden in Drusen, welche im Polarisationsmikroskop aufleuchten.

Achsenknolle von Cyclamen europaeum.

22. Nov. Wenig Stärke. Im Protoplasmabelag recht reichlich 2,5—3 μ große Fetttröpfchen. Osmiumsäure bräunt sie, Zusatz von konzentrierter Schwefelsäure verändert die Farbe wenig. Rauchende Salzsäure: Die Tröpfchen treten schön hervor, fließen teilweise zusammen. Nilblau: Färbt rot. Alkohol von 95 % löst sie teilweise, Essigsäure + 15 % Wasser löst sie nicht. Ammon-Kali: Gibt nach 48 Stunden keine Kristalle, aber nach 96 Stunden scheinen einzelne der kleinen Tröpfchen unter dem Polarisationsmikroskop aufzuleuchten.

Rhizom von Caulophyllum thalictroides.

Power und Salway (Journ. Chem. Soc. 1913, 103, S. 191) stellten Stearin-, Cerotin-, Palmitin-, Olein-, Linolsäure aus dem Rhizom her.

29. Nov. Parenchym des Markes. Die Stärke füllt nur $^1/_3$ des Volumens der Zelle aus. Fettropfen wohl ein Viertel so viel wie Stärke, in meist 2 μ großen Tropfen. Osmiumsäure bräunt die Tropfen, konzentrierte Schwefelsäure läßt sie wenig nachdunkeln. Ammon-Kali: Keine Kristalle.

Rhizom von Aponogeton distachium.

2. Nov. Reichlich Stärke. Osmiumsäure + Schwefelsäure: Ziemlich reichlich Öltropfen von 1,2—3,6 μ Durchmesser, welche sich schwach bräunen. Ammon-Kali: Keine Kristalle.

Rhizom von Funkia ovata.

12. Nov. Wenig Stärke um den Zellkern gehäuft. Im Zytoplasma verteilt reichlich Öltröpfchen von 1—2 μ Durchmesser. Sie bräunen sich mit Osmiumsäure und dunkeln durch konzentrierte Schwefelsäure etwas nach.

Achsenknollen von Colocasia antiquorum.

Liefern 1,03 Rohfett (Czapek 1913, S. 746).

29. Nov. Sehr viel Stärke. Fett mit Osmiumsäure und rauchender Salzsäure in farblosen Tropfen von bis 7 μ Durchmesser erscheinend, die wohl durch Zusammenfließen entstanden.

Mäßig viel Fett.

Achsenknolle von Apios tuberosa.

Liefert 0,8 % Rohfett (Czapek 1913, S. 748).

24. Nov. Man sieht schon in den in Wasser liegenden, wenig Stärke enthaltenden Präparaten das Fett in Tröpfchen von ungefähr 2 μ Durchmesser liegen. Osmiumsäure färbt hellbräunlich, konzentrierte Schwefelsäure dunkelt sie etwas nach.

Rhizom von Yucca filamentosa.

Die Trockensubstanz des Rhizomes lieferte mir 1,5 % Ätherextrakt-Trockensubstanz, die sich größtenteils in Benzin löste. Das mit Benzin gereinigte Rohfett war nur wenig dickflüssig. Es wurde verseift und die Fettsäuren abgeschieden, und das Glyzerin wurde gewonnen.

12. Nov. Altes Rhizom stärkefrei, junges etwas Stärke führend. Osmiumsäure färbt die Fettröpfchen schwach braun, konz. Schwefelsäure dunkelt sie kaum nach. Nilblau: Rote Färbung. Alkohol von 95 Proz.: Löst. Ammon-Kali: Keine Kristalle. Blattbasen enthalten ganz wenig Tröpfchen, welche Fett sein könnten.

Rhizom von Iris germanica.

Nach Power und Salway (Americ. Journ. of Pharmac. 1911, Bd. 1, S. 83) enthält Iris versicolor Laurin, Palmitin, Stearin, wenig Olein und Cerotin.

Iris germanica soll 9,6 Proz. der Trockensubstanz an Rohfett liefern Czapek (1913, S. 746).

28. Nov. Die Zellen waren $^3/_4$ voll Stärke. Es treten mit Osmiumsäure wenige etwa 1 μ große Tröpfchen hervor, die etwa einem Proz. Fett entsprechen würden. Läßt man auf das Osmiumsäure-Präparat konzentrierte Schwefelsäure einige Zeit wirken, so treten die Leukoplasten klar hervor und diese enthalten Öltröpfchen von etwa 0,4 μ Durchmesser. Was die Tröpfchen sind, weiß ich nicht, Assimilationssekret scheinen sie nicht zu sein. Die Analyse des Rohfettes müßte Aufschluß geben; denn ein größerer Gehalt des Rohfettes an Fett würde dafür sprechen, daß die Öltröpfchen der Leukoplasten aus Fett beständen. Ich untersuchte das Rhizom von Iris germanica im Dezember auf Fett mit folgendem Resultat:

Irisrhizome wurden im Dezember auf dem Reibeisen zerrieben, getrocknet, gemahlen und über Kalk getrocknet. 190 g Trockensubstanz wurden im Soxhlet mit Äther extrahiert. Die Extraktausbeute betrug 1,63 Proz. Das Extrakt war von festzäher Konsistenz und braun. Es wurde mit Petroläther ausgezogen, und dieser Auszug lieferte 0,93 Proz. der Rhizomtrockensubstanz an Petroläther-Trockenextrakt. Der in Petroläther nicht lösliche Teil war fest und löste sich in Chloroform. Der Petroleumäther-Trockenextrakt wurde noch weiter mit Aceton ausgezogen. Es blieb ein pulverförmiger, weißer Rückstand. Der Auszug ließ 0,715 Proz. Acetonextrakt-Trockensubstanz zurück. Die 1,36 g Substanz wurde mit 0,6 g Ätzkali und 6 g Alkohol 30 Minuten auf dem Wasserbad erwärmt und nach der Verseifung in 30 ccm Wasser gelöst. Die filtrierte Lösung wurde mit Schwefelsäure neutralisiert, das Filtrat wieder mit Bariumkarbonat neutralisiert, filtriert, vorsichtig auf dem Wasserbad eingedampft, der Rückstand mit geglühtem Natriumsulfat verrieben und mit Ätheralkohol (3 + 2) ausgezogen. Der Auszug hinterließ 0,06 Proz. Rohglyzerin, also 0,032 Proz. der Irisrhizom-Trockensubstanz. Das Rohglyzerin gab mit der doppelten Menge $KHSO_4$ erhitzt Akroleindämpfe.

Herr Kollege Ernst Schmidt hatte die Freundlichkeit, 95 ccm des Ätherauszuges nach der Methode von Shukoff und Schestakoff (Zeitschr. f. angew. Chemie 1905, S. 294) auf Glyzerin zu untersuchen. Er erhielt 0,053 Proz. der Rhizom-Trockensubstanz Glyzerin. Die nach beiden Methoden gewonnenen Glyzerine sind nicht vollkommen rein. Der Fettgehalt des Irisrhizoms ist also auf höchstens 0,5 Proz. zu schätzen.

Pinellia tuberifera, Achsenknolle.

6. Nov. Osmiumsäure + Schwefelsäure: Ziemlich reichlich Öltropfen, welche beim Verquellen der Stärke zusammengedrückt werden.

Rhizom von Arum italicum.

6. Nov. Viel Stärke. Konzentrierte Schwefelsäure: Ziemlich viel Öltropfen.

Rhizom von Asparagus offizinalis.

31. Nov. Stärkefrei. Osmiumsäure: Bräunt die Öltröpfchen, die meist bis 2 μ Durchmesser besitzen. Osmiumsäure + Schwefelsäure schwärzt die Tröpfchen.

Tritonia aurea, Achsenknolle.

Viel Stärke und reichlich Öltropfen.

Rhizom von Petasites officinalis.

13. Nov. Stärkefrei. Öltröpfchen lösen sich nicht in 40proz. Alkohol, und färben sich mit Osmiumsäure + Schwefelsäure dunkler.

Rhizom von Silphium perforatum.

13. Nov. Öltröpfchen.

Rhizom von Pladycodon grandiflorum.
22. Nov. Keine Stärke. Öltröpfchen mit Osmiumsäure + Schwefelsäure sich schwach bräunend.

Wenig Fett.

Rhizom von Sagittaria sagittifolia.
Viel Stärke. Osmiumsäure + Schwefelsäure läßt Öltröpfchen von 1—2,4 μ, meist 1,5 μ Durchmesser erkennen.

Rhizom von Polygonum latifolium.
11. Nov. Stärkefrei. Öltröpfchen mit Osmiumsäure grau, mit Osmiumsäure + Schwefelsäure schwarz.

Rhizom von Iris pseudacorus.
2. Nov. Stärkearm. Öltröpfchen mit konz. Schwefelsäure hervortretend, hatten einen Durchmesser von 3—4 μ.

Achsenknolle von Helianthus tuberosus.
Stärkefrei. Mit Osmiumsäure + Schwefelsäure nur 1—5 Öltröpfchen in jeder Zelle.

Wurzeln.

Viel Fett.

Wurzelknollen von Cyperus esculentus.
Es werden 28 Proz. Rohfett angegeben (Czapek 1913, S. 786). Das Fett enthält, wie gesagt, Glyzeride der Öl- und Myristinsäure.

November. Die Protoplasten enthalten keine Zellsaftvakuolen. Die Stärkekörner drücken, wie in trocknen Samen, das Zytoplasma und den Kern zusammen, die Fettropfen liegen in den Zytoplasmalamellen. Sie treten schon in Wasser deutlich hervor.

Eisessig + 15 Proz. Wasser: Tropfen lösen sich nicht, sie fließen zusammen. Alkohol 95 Proz.: Löst nicht. Chloroform: Löst sofort. Osmiumsäure: Färbt hellbraun, nach Zusatz von konz. Schwefelsäure schwarz. Kali-Ammon: Nach 48 Stunden Drusen und Nadeln. Rauchende Salpetersäure: Nach 48 Stunden sind die Tropfen noch glasklar.

Etwas Fett.

Wurzelknolle von Dahlia variabilis.
22 Nov. Große Zentralvakuole. Im Zytoplasmabelag der glasklaren Zelle Öltröpfchen von normaler Kleinheit, die sich mit Nilblau rot färben.

Wurzel von Bryonia dioica.
November. Wie wir wissen, besteht das Fett der Wurzel aus Olein, Linolein, Palmitin und Stearin. Rindenparenchym stärkereich. Fetttröpfchen ungefähr 1,5 μ Durchmesser, im Holzparenchym bis 2 μ Durchmesser.

Ammon-Kali: Keine Kristalle.

Wurzel von Arctium majus.
Rohfettgehalt 0,8 Proz. (Czapek 1913, S. 747). 20. Nov. Stärkefrei. Tröpfchen sehr ungleich groß, von kleinstem bis 2,5 μ Durchmesser. Ammon-Kali: Nach 24 Stunden vereinzelte Kristalle.

Wurzel von Gentiana lutea.
20. Nov. Stärkefrei. Wenig Tröpfchen, nur in der Nähe der Siebstränge liegen Öltropfen bis zu 1,8 μ Durchmesser. Osmiumsäure + Schwefelsäure färbt bräunlich. Ammon-Kali: Nach 48 Stunden Aufleuchten der Tropfen.

Feste, homogene Fettante des Zytoplasmas der Angiospermen.

Wachsschicht der Frucht von Rhus toxicodendron und Rhus vernicifera.

Der Japantalg des Handels, der im wesentlichen aus dem Perikarpfett von Rhus vernicifera und succedanea besteht, aber meist auch etwas Samenfett enthält, hat einen Schmelzpunkt von 52—53 Grad und besteht hauptsächlich aus Tripalmitin und bis 16 Proz. freier Palmitinsäure, neben etwas Glyzerid der Japon- + Palmitinsäure. Das aus den Früchten der mittleren Perikarpschicht von Rhus succedanea auf dem Objektträger ausgeschmolzene Fett färbte sich wegen des großen Gehaltes an freier Säure mit Nilblaulösung blau. Wie ich (1879a, S .515) zeigte, entsteht der Talg der ganz wie die Frucht von Rhus vernicifera gebauten

Frucht von Rhus toxicodendron in folgender Weise: „In diesem Zustande der Frucht begannen viele Zellen des Schwammparenchyms, in dem auch die Bildung der Interzellularlücken sehr ausgiebig stattgefunden hatte, gleichzeitig mit der Erzeugung des Wachses. — In den Zellen, in denen das Wachs auftrat, war das Chlorophyll verschwunden. Das Wachs erschien innerhalb des Protoplasten in Form von feinen, unregelmäßig geformten Körnern, von denen einzelne schon im Anfang der Wachsbildung über das Protoplasma hinaus in das Zellumen hineinzuragen schienen. — Der Wachsbelag wurde dann immer stärker, indem sich die Zahl der Körner vermehrte und die Größe derselben zunahm. Die Stellen, an denen die chlorophyllhaltigen Zellen an die Wachszellen grenzen, bleiben anfangs freier von Wachs; überhaupt scheinen bis zuletzt die Körner des Wachses nicht g a n z dicht aneinander zu schließen." „Bei der reifen Frucht zeigen die Wachszellen nun einen massigeren und d i c h t e r e n Beleg der Wand, der jedoch stets innen noch körnig rauh ist. Der innere Zellraum ist selten ganz mit Wachs gefüllt, jedoch oft ziemlich durch den Wachsbeleg verengt".

Leider hat Möbius (1897) die Talgbildung bei Rhus vernicifera, die bei uns etwa im Juli eintritt, nicht genau verfolgt. Was er an älteren Zellen sah, ist höchst wahrscheinlich unrichtig gedeutet. Er sagt: „Das Wachs bildet also eine dicke Kruste auf der Membran im Innern der Zellen, ganz analog den krustenförmigen Überzügen auf der Epidermis. Die Kruste liegt der eigentlichen Membran fest und dicht an". Interessant ist jedoch folgende Beobachtung: „Im Lumen der Zellen bleibt ein körniges Protoplasma mit dem Zellkern lange Zeit erhalten, welches sowohl innerhalb der dicken Wachskruste durch Färbung mit Hämatoxylin als auch besonders schön durch Entfernung der Wachskruste (durch Auskochen mit Alkohol) deutlich sichtbar gemacht werden kann."

Der Talg entsteht also bei den Rhusarten durch Heranwachsen getrennter Körnchen im Zytoplasmabelag, die immer von Zytoplasma umschlossen bleiben wie andere Fettröpfchen; das Zytoplasma, welches den Kern und vielleicht die Hauptmenge der Trophoplasten enthält, wird nach der Mitte gedrängt und wird wohl eine Zellsaftvakuole umschließen. Der Talg ist in der Zelle amorph (Arthur Meyer 1879a) und wird nur beim Schmelzen kristallinisch. Die Fettante sind hier keine Gebrauchsante, sondern gehen zugrunde und werden z. B. von Tauben (Möbius, S. 440) gefressen.

Optisch inhomogene, gemischte Fettante der Angiospermen.

(F e t t - E i w e i ß a n t e).

Die Elaioplasten (Wakker 1888, S. 475) der Epidermis des Laubblattes von Vanilla planifolia.

Die Elaioplasten von Vanilla bestehen nicht, wie Wakker (S. 475) annahm, aus „protoplasmatischem Stoffe", sondern sie sind rein ergastische Gebilde, die aus einer Eiweißgallerte bestehen, welche Fettröpfchen umhüllt; sie sind eine Emulsion von Fett mit Eiweiß.

Darauf deutet schon hin, daß die Elaioplasten junger Blätter nicht durch Osmiumsäure fixierbar sind (wohl aber die alter Blätter), und es wird bewiesen dadurch, daß sie, wie auch Wakker und Küster meinen, neu entstehen können. Raciborski (1893, S. 261) gibt an, es entstände zuerst in der ganz jungen Zelle von Ornithogalum umbellatum ein Öltröpfchen, während Küster (1894, S. 30) sagt, daß (bei Ornithogalum) das „Stroma" bis zu 2 μ großer Elaioplasten keine Spur von Öl enthalte. Bei Vanilla bestehen die kleinsten Elaioplasten jüngster Zellen wohl immer schon aus einer Emulsion; jedenfalls wäre es müßig, darüber zu streiten, ob zuerst ein kaum sichtbares Fettröpfchen oder zuerst ein kaum sichtbares Eiweißkörnchen aufträte. Ich habe das Verhalten der Elaioplasten in den verschieden alten Blättern eines Sprosses von Vanilla etwas genauer angesehen.

An der Basis einer 2,5 mm langen Blattanlage enthielten die Epidermiszellen keine Elaioplasten oder schon kleine, höchstens 1 μ große, Elaioplasten; in der Blattmitte hatten die Epidermiszellen einen Flächendurchmesser von 5 μ und zeigten schon 2—2,5 μ große gelappte, emulsionsartige Elaioplasten, die sich schon mit Osmiumsäure bräunten.

Bei einer 0,5 cm langen Blattanlage war die Seitenlänge der quadratischen Epidermiszellen der Mitte der Blattanlage 31 μ, der Durchmesser der stark gelappten Elaioplasten ungefähr 20 μ.

In der Mitte der Unterseite einer 1 cm langen, eingerollten Blattanlage (Nr. 1) lagen 16—20 μ große, reich gelappte Emulsionsmassen aus relativ viel Eiweiß, mit Fett tröpfchen von 0,4—0,5 μ Durchmesser. Ihre Größe nahm am gleichen Ort bis zum vierten, ungefähr 8 cm langen Blatt kaum zu, nur wurden die Lappen der Gebilde etwas stumpfer, vielleicht die Fettropfen etwas größer. Im fünften, 9 cm langen Blatt waren die Elaioplasten ziemlich abgerundet und 24—30 μ groß, die Fettropfen ungefähr 2 μ groß. Eiweiß war relativ spärlich vorhanden. Von jetzt ab waren die Elaioplasten zur Kugel abgerundet; sie besaßen im sechsten bis achten Blatt einen Durchmesser von 16—20 μ und Fettröpfchen von 2—3,5 μ. Das Laubblatt Nr. 8 war 12 cm lang und völlig ausgewachsen. Von nun an zerfielen die Elaioplasten in einzelne Fettropfen von 2—3,5 μ. In Blatt 9 lagen in einzelnen Zellen noch Elaioplasten, in Blatt 10 waren alle Elaioplasten zerfallen.

Diese Erfahrungen stimmen mit WAKKER's (S. 481) Beobachtungen überein, die er an einem Blatt zu verschiedenen Zeiten seines Wachstums machte, wenn er auch den Zerfall nicht erkannte.

In Fig. 106a ist ein Elaioplast aus einem jüngeren, in Fig. 106b ein solcher aus einem älteren Blatt abgebildet.

Daß das Elaioplasteneiweiß die Eiweißreaktionen gibt, hat schon RACIBORSKI (1893, S. 269, für Ornithogalum usw.) festgestellt. Daß die Öltröpfchen aus Fett bestehen, konnte man aus den bisherigen Angaben nicht erschließen. Wenn WAKKERS Angabe richtig wäre, daß Kalilauge die Öltropfen bei gewöhnlicher Temperatur löste (S. 477), so dürfte man nicht auf Fett schließen, aber diese Angabe ist unrichtig, denn die Tropfen lösen sich nicht in Kalilauge von 2 Proz. und nicht in Kalilauge von 33 Proz.

Wenn man die Elaioplasten junger oder alter Blätter mit absolutem Alkohol unter Deckglas behandelt, so löst sich das Öl nicht, wohl aber völlig, wenn man einen Schnitt in einem Gläschen mit Alkohol 24 Stunden mazeriert. Das Fett ist also in Alkohol schwer löslich. Das Eiweiß bleibt bei diesem Versuch bei Gebilden aus jüngeren Blättern als unregelmäßig maschige Masse zurück, welche sich mit MILLONS Reagens färbt.

Die Fettreaktionen macht man entweder an Elaioplasten junger Blätter, die man erst in 5proz. Schwefelsäure einlegt, um das Fett in großen Tropfen zum Austritt zu veranlassen, und dann mit Wasser sorgfältig auswäscht oder an Gebilden älterer Blätter. Man erhält folgende Reaktionen:

Nilblau: Färbt rot.

Osmiumsäure: Bräunt.

Konz. Schwefelsäure: Löst nicht.

Rauchende Salpetersäure: Nach ein paar Tagen bleibt von dem Elaioplasten nur ein ganz klarer, großer Tropfen übrig.

Ammon-Kali: Nach einigen Tagen sind aus großen Tropfen teilweise Sphärite entstanden, teilweise finden sich Seifenkristalle außerhalb der Tropfen (Polarisationsmikroskop!).

Erhitzen auf 130 Grad: 45 Minuten auf 130 Grad erhalten, dann mit Wasser befeuchtet, abgetrocknet, Schwefelsäure zugesetzt. Nach 10 Minuten erscheinen die Fettropfen.

Wie schon WAKKER fand, kommen die Elaioplasten auch in der Epidermis der Achse und in jungen Wurzeln vor. Sie sind anscheinend ergastische Reservestoffante, die in noch wachsenden Organen vorkommend, wesentlich beim Wachstum der Gewebe verbraucht werden. In der Achse kann man Bildung und Zerfall der Elaioplasten durch Vergleichung des Verhaltens der Gebilde in den Internodien verschiedenen Alters ebenfalls gut feststellen.

Pteridophyten.

Rhizom von Aspidium spinulosum.

2. Nov. Stärkereich. Durch konz. Schwefelsäure: Öltropfen reichlich nachweisbar.

Achse von Selaginella grandis.

November. In den glasklaren Parenchymzellen ganz wenige Öltröpfchen durch Schwefelsäure nachweisbar.

Moose.

Mastigobryum trilobatum.

Das Moos lieferte Jönsson und Olin (1898) 3,6 Proz., Lohmann (1903, S. 248) 4 Proz. der Trockensubstanz an Ätherextrakt. Man muß aber, wenn man Lohmanns Resultate der Untersuchung des Ätherextrakts bewertet, den Reinfettgehalt des Mooses sehr gering einschätzen, wie es dem mikroskopischen Bild entspricht.

Man findet in den Zellen neben dem Ölkörper, der sich nach Osmiumsäurebehandlung bei Schwefelsäurezusatz löst, also kein Fett enthält, die gewöhnlichen kleinen Mengen von ungefähr 1 μ großen Öltropfen, die wohl Fett sein werden.

Algen.

Pinnularia viridis.

Ich habe nur die Gesamtheit der Öltropfen mikrochemisch geprüft, ohne die einzelnen gesondert ins Auge zu fassen. Ich fand in einem Exemplar ungefähr 5—7 4,8—6 μ große und mehrere kleine Tropfen.

Hatte ich ein Exemplar 1 Stunde auf 130 Grad erhitzt, so fand ich nach Behandlung desselben mit Schwefelsäure noch 3 Tropfen von 3,6 μ Durchmesser vor. Es schien also so, als ob Fett unter den Tropfen vorhanden wäre. Vielleicht hat aber auch die Erhitzung nicht lange genug gewährt, um alles Flüchtige zu verdampfen.

Als ich ein Exemplar mit rauchender Salpetersäure einschloß, war anscheinend nach 24 Stunden die ganze Tropfenmasse übrig und größtenteils blasig. Es ist also sicher, daß die Tropfen, die teilweise zusammengeflossen waren, nicht allein aus Fett bestanden.

Ammon-Kali: Die an der Spitze der Zelle liegenden Tropfen schienen bei einem Versuch erhalten zu sein, die anderen waren verschwunden. In einem andern Versuch blieben nach 8 Tagen 2—3 Tröpfchen übrig, die kristallinisch zu sein schienen.

Die Versuche sind nicht ausreichend, und die Spezies ist zur Untersuchung unvorteilhaft. Es scheint Assimilationssekret und Fett vorhanden zu sein.

C) Die Fettante des Zytoplasmas der Metazoen.

Die Öltropfen bei den Metazoen.

Das Urteil über die Zugehörigkeit der einzelnen für die Metazoen beschriebenen Öltropfen zur Kategorie der Fettante ist ebenso schwierig zu fällen, wie das über die einzelnen pflanzlichen Öltropfenarten. Wenn wir auch vermuten können, daß im allgemeinen bei den Tieren Sekretante, welche mit den Fettanten verwechselt werden können, seltener sind als bei den Pflanzen, so müssen wir doch auf eine große Mannigfaltigkeit der chemischen Individuen, welche sich an der Zusammensetzung tierischer Öltropfen beteiligen, gefaßt sein. Aschoff (1911, S. 44) hat ein System der Ante der „lipoiden Substanzen“ (das sind nach den Reaktionen, welche Aschoff S. 43 für die Verfettung angibt, im allgemeinen Ante, welche aus denselben Stoffen zusammengesetzt sind, wie unsere Öltropfen), welche sich im menschlichen Körper finden, aufgestellt. Wir lassen dasselbe, soweit es uns hier interessiert, folgen.

Gruppe	Vorkommen	Morphologie	Chemischer Charakter	Färbung und mikrochemische Reaktionen	Myelinfiguren[1]) bildend	Doppeltbrechend
1. Lipochrome . . .				Schwefelsäure — blaugrünlich bis blau		z. T. positiv
a) Echte Lipochrome	Luteïnzellen, Pflanzenzellen	Körner u. Tropfen (Kristalle)	Chloesterinester u. Gemische derselben	Jodjodkalium — grün (blau) Sudan — rot		Negativ
b) Abnutzungspigmente	Herz, Leber, Nieren, Ganglienzellen usw.	Körner und Tropfen	Unbekannt. Phosphatide? Neutralfette?	Sudan — rot Osmiumsäure — schwarz (bei ungesättigten Säuren)	Negativ	Negativ
2. Neutralfette	Fettgewebe, physiol. Fettgehalt d. Nierenepithels Knorpelzellen, Thymuszellen usw. Path. Verfettung	Tropfen	Glyzerinester d. Palmitin-, Stearin-, Oleinsäure	Nilblausulfat — rötlich, Neutralrot negativ Bei Chromierung ungesättigter Säuren vorübergehend WEIGERT positiv.		
Seifen	Aortenintima, Grenze v. nekrotischen Geweben	Tropfen u. Schollen	Palmitin- u. stearinsaures Calcium (palmitin-, stearin-, oleinsaures Na u. K?	Bei Kalkseifen u. Kupferung Hämatoxylinlackbildung. Na- u. K-Seifen mit Neutralrot gelblich statt rot, m. Sudan schwach gefärbt od. gar nicht. Sudan — gelbrötlich Nilblausulfat — schwach rötlich	Kalkseifen neg. Na- u. K-Seifen u. NH_3 positiv	Negativ od. nur vorübergehd. konstant bei Ammoniumoleat.
3. Cholesterinester (sog. intravitale Myeline). (Cholesterinester-Gemische).	Sicher nachgew. in Nebennieren, Nieren, Mesenterialfettgewebe, Xanthomen, Xanthelasmen. Lezithinzellen?	Tropfen u. Kristalle	Cholesterinester d. Palmitin-, Stearin-, Olein-Elaidinsäure? (Gemische ders. mit Neutralfetten o. Phosphatiden?)	Osmiumsäure — grau, Neutralrot — negativ. Golodetz — negativ. Bei Chromierung Überführung in unlösliches Lipoid mit positiver Sudanfärbung.	Negativ.	Positiv.

[1]) Über Myelinbildungen siehe TUNMANN (1913, S. 164).

Hier sind also schon fünf Arten von Öltropfen unterschieden. Von diesen werden wir die Neutralfettante jetzt, die Cholesterinante unter den Abfallanten behandeln. Hauptsächlich unter den „Lipochromanten“ könnten noch Fettante verborgen sein, doch können wir darüber ebensowenig etwas Genaues aussagen, wie es für die gelben und roten Öltropfen der Pflanzen möglich war.

Ganz im allgemeinen sind die Resultate der vielen eingehenden Untersuchungen der Anatomen und Pathologen über die Natur der verschiedenen Öltropfen des Menschen und der Tiere, welche sich meist nur auf Färbungsmethoden stützen, im Hinblick auf die sehr große Arbeit sehr gering. Die Färbungsmethoden können auch hier im günstigen Falle einmal die Frage entscheiden, ob ein Öltropfen aus einer (z. B. Seife) oder der anderen (z. B. Fett) Substanz besteht, wenn man weiß, daß er nur aus einer dieser Substanzen bestehen kann, aber sie können nicht allein über die Natur der Stoffe, welche einen Öltropfen zusammensetzen, sicheres aussagen.

Alle sicher als Fett charakterisierten Ante liegen im Zytoplasma, aber anders als bei den Pflanzen sind bei den Tieren auch Öltropfen im Zellkern gesehen worden, welche als Fett angesprochen werden (siehe z. B. Stöhr, 1915, S. 83). Wir werden bei Besprechung des Zellkerns über sie verhandeln.

Die Fettante der Fettzellen.

Sicher haben wir Fettante in den typischen Fettzellen der Fettgewebe der Wirbeltiere vor uns. Diese Ante bestehen fast ausschließlich aus Neutralfetten, denen höchstens Zehntelprozente freier Fettsäuren beigemischt sind. Das wissen wir genau aus der sorgfältigen makrochemischen Untersuchung der technisch gewonnenen Fette unserer Haustiere. Freilich enthalten diese, wie die Samenfette der Pflanzen, immer kleine Mengen anderer Stoffe, vorzüglich stets Sterine und Phosphatide. Für Schweinefett wird z. B. ein Gehalt von unter 0,5 % Cholesterin (Hefter, 1908, S. 819) und von 0,02 bis 0,05 % Lezithin (Hefter, 1906, S. 80) angegeben.

Es entsteht also auch hier, wie bei den technisch gewonnenen Pflanzenfetten oder den Rohfetten der Analysen, die Frage, ob diese beiden stets vorhandenen Stoffe den Fettanten zukommen. Für die Beantwortung dieser Frage ist es nun von Interesse, daß es bewiesen ist, daß tierische Fettante Abfallstoffe enthalten können. Ein sicheres Beispiel hierfür sind die gefärbten Fettzellen des Fettkörpers der Frösche. Diese sind im fettgefüllten Zustand, genau wie die Fettzellen des Kaninchens, die wir nachher schildern werden, mit einem großen, im Anfang der Füllung weißen, dann gelb werdenden Fettant angefüllt, welches den Protoplasten zu einer dünnen Blase dehnt. Bei der Entleerung des Fettes zieht sich der Protoplast zusammen, so daß das Volumen der Zelle durchschnittlich von 69400 μ^3 auf 2700 μ^3 sinkt und der Protoplast gewöhnlich fast ganz massiv und abgerundet ist. Dann sieht man in den fettleeren Zellen meist den Farbstoff liegen, welcher das Fett färbte (Toldt, 1870, S. 459). Gaupp (1904, S. 358) sagt: „Neumann findet, daß in Zellen, aus denen das Fett ganz geschwunden

ist, kleine Kügelchen, Stäbchen, gekrümmte Fäden oder keulenförmige Gebilde von der roten Farbe des Hämatoidins oder Bilirubins auftreten, die auch bei Zusatz von Schwefelsäure denselben charakteristischen Farbenwechsel eingehen, wie diese Tropfen." Der Farbstoff ist nach Kühne (1878, S. 363) Lipochrin, steht also dem Karotin nahe.

Wahrscheinlich verhält es sich ähnlich mit dem Fett der Leber des Hummers (Dastre, 1901) und mit den Fettkörpern der Insekten, die gelblich bis orangegelb gefärbt sind (Schröder, 1913, S. 421). Koschevnikov (1900, S. 351) beschreibt die Ablagerung „gelber Körner" vorzüglich in den Oenozyten, dann auch den Fettzellen des Fettkörpers der Honigbiene. Auch die Pigmentierung des Fettes der westafrikanischen Neger (Löhlein, 1912, S. 31) gehört wohl hierher.

Diese Beispiele zeigen also, daß in typische Fettante Abfallstoffe aufgenommen werden können, und ich möchte deshalb vermuten, daß auch Sterine ganz allgemein in den Fettanten vorkommen.

Dagegen glaube ich nicht, daß die Phosphatide der technisch bereiteten Fette aus den Fettanten stammen, ich vermute vielmehr, daß das Lezithin in kolloidaler wässeriger Lösung im Zytoplasma der Fettzellen liegt. Lezithinante sind noch nicht im Zytoplasma sicher nachgewiesen. Ciaccio (1909) behauptet, sie gefunden zu haben, doch ist die von ihm benutzte Methode zum Nachweis des Lezithins ungenügend, denn es werden nicht nur Öltropfen, die aus Phosphatiden bestehen, nach Behandlung mit Kaliumbichromat in Schwefelkohlenstoff oder Xylol unlöslich. Wir finden also in den Fettzellen relativ reine Neutralfette, die Zusammensetzung der Fettante ist viel einfacher als die der Zellsaftante. Über die Zusammensetzung der Öltropfen, die für Fett angesprochen werden, anderer Zellarten der Wirbeltiere, weiß man viel weniger, als für die Fettante der Fettzellen. So z. B. weiß man nichts über die Zusammensetzung der Öltropfen, welche in dem Zytoplasma der Muskelzellen liegen (Keinath, 1904). Die Makrochemie läßt uns bei ihrer Untersuchung im Stiche, weil man die intermuskulären fetthaltigen Zellen nicht sauber von dem Muskel trennen kann (Literatur siehe Glikin, 1912, S. 3).

Soviel man weiß, sind alle Fettante der Metazoen in den lebenden Zellen flüssig. Die homoiothermen Tiere führen dabei oft schon bei höherer Temperatur erstarrende Fette; technisch gewonnener Rindertalg erstarrt z. B. schon bei 27—38° (Glikin, 1912, S. 538). Poikilotherme Tiere führen Fett, welches bei relativ niederen Temperaturen flüssig bleibt; so z. B. erstarrt Schellfischleberthran bei 0—10°.

Das Fett ist vor seinem Sichtbarwerden im Zytoplasma gelöst, muß aber bei relativ kleinem Überschuß in Form von mikroskopisch sichtbaren Tröpfchen ausgeschieden werden. Ich möchte hier ein für allemal darauf hinweisen, daß wir selbstverständlich die Vorstellung von Altmann, Heidenhain u. a. (siehe z. B. Altmann, 1890, S. 76; Heidenhain, 1907, S. 403 u. 476), daß die Fetttropfen und andere ergastische Gebilde aus lebender Substanz

hervorgingen oder lebende Substanz seien, als gänzlich unrichtig bezeichnen müssen. Über die feineren Vorgänge, welche sich bei der Bildung, Lösung und Wanderung des Fettes abspielen, sind wir noch völlig im unklaren und werden es wohl, wenn wir nur auf Grundlage unserer Molekularchemie eine Lösung der Frage versuchen, kaum zu einer Klärung bringen können.

Ein gutes Beispiel für den Ausscheidungsvorgang des Fettes aus dem Zytoplasma bieten uns unter Umständen die Epithelzellen des Frosches. Schon drei Stunden nach Fettfütterung fettarmer Frösche (Krehl, 1890, S. 106) sieht man äußerst zarte Tröpfchen

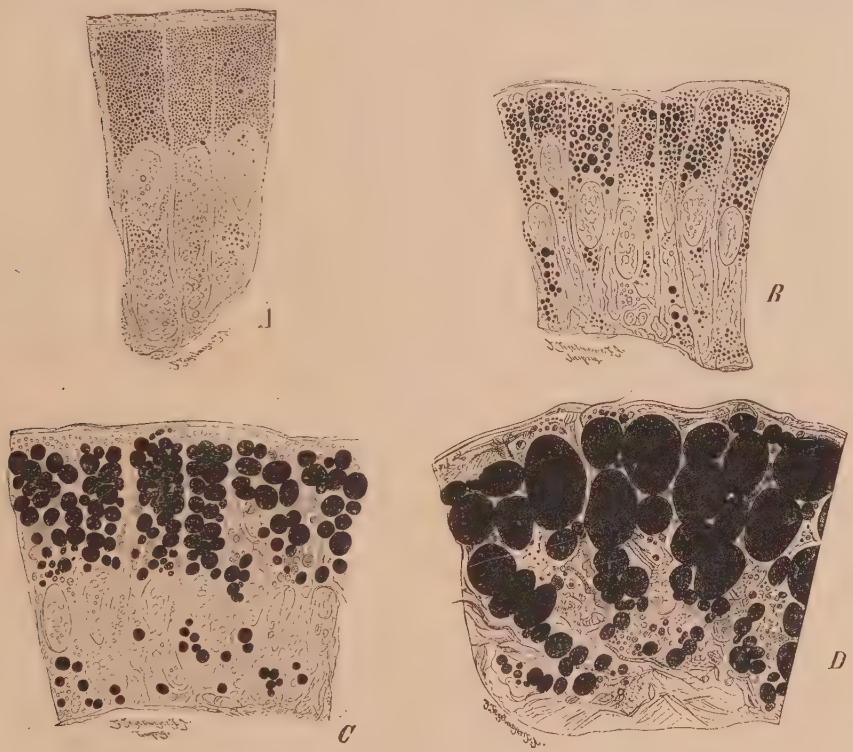


Fig. 107, *A* bis *D*. Aufeinander folgende Stadien der Ausscheidung des Fettes aus dem Zytoplasma der Darm-Epithelzellen des Frosches. Nach Krehl (1890).

zwischen Kern und Kutikularsaum der Zelle im Zytoplasma erscheinen. Zuerst nimmt ihre Zahl, dann ihre Größe fortwährend zu. Nach ungefähr vier Stunden erscheint die Zelle wie Fig. 107 *A*, nach 24 Stunden wie *D*. Die Tröpfchen fließen also anscheinend zu immer größeren Tropfen zusammen, wobei man annehmen muß, daß dann, wenn erst größere Tröpfchen gebildet sind, schon die kleinsten direkt in die großen hineinfließen.

In den gefüllten typischen Fettzellen der Fettgewebe sieht man einen großen Fetttropfen liegen.

Es wird allgemein angenommen, dieser Fetttropfen sei durchaus homogen. Die Schnelligkeit, mit welcher das Fett unter Umständen gelöst wird, und ein paar Beobachtungen, die ich

nebenbei machte, haben mir den Verdacht erweckt, daß der Tropfen vielleicht aus vielen kleineren bestehen könnte, die durch an und unter der Grenze der Sichtbarkeit liegende Zytoplasmalamellen getrennt wären. Einmal sah ich in sehr vielen durch Osmiumsäure geschwärzten Fettzellen des Fettgewebes des Kaninchens, welches sofort in zweiprozentige Osmiumsäure eingelegt und mehrere Wochen darin gehalten war, Höhlungen, die in der in Fig. 109 dargestellten Weise von Lamellen durchzogen waren, und dann war der Inhalt der Fettzellen, die sorgfältig nach der Osmiumschwärzung mit Wasserstoffsuperoxyd entfärbt und lange in Xylol ausgezogen waren, bei Eisenhämatoxylinfärbung niemals völlig farblos. Jedenfalls muß die Frage noch untersucht werden.

Fig. 108.

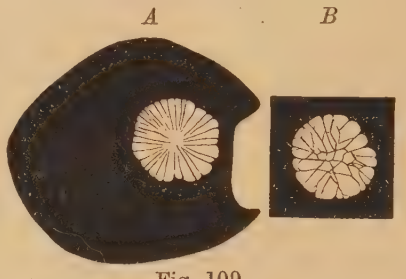


Fig. 109.

Fig. 108. Zelle aus dem Fettgewebe des Halses des Kaninchens. Das Material wurde sofort nach Tötung des Tieres in 2proz. Osmiumsäure gelegt und einige Wochen darin liegen gelassen. Die Schnitte wurden mit alkoholischem Wasserstoffsuperoxyd gebleicht und mit Eisenhämatoxylin gefärbt. Vergr. 1300.

Fig. 109. Zelle aus dem Fettgewebe der großen Kurvatur des Magens des Kaninchens. Durch die Osmiumsäure stark geschwärzter Fettropfen aus der Zentralvakuole der Fettzelle. Man sieht in demselben eine helle Höhlung, welche von teilweise schaumig verbundenen, schwarzen Lamellen durchsetzt ist. *A* Höhlung in der Aufsicht gezeichnet. *B* Optischer Schnitt durch die Mitte des Tropfens Vergr. 650.

Durch die große zentrale Fettmasse ist das Zytoplasma in der Peripherie der Zelle zu einer äußerst dünnen Haut ausgedehnt, welche nur an der Stelle, in welcher der Kern liegt, angeschwollen ist. Wie man in der Fig. 108 sieht, ist der Kern durch das Fett flachgedrückt; der Kern verhält sich hier also anders als da, wo er an eine zentrale Zellsaftvakuole grenzt, in die er sich hineinwölbt. Um den ganzen Protoplast der Fettzelle scheint sich eine dünne, wie aus der Form des Kernes hervorgeht, relativ feste Membran zu ziehen, die vielleicht ergastischer Natur ist. Toldt (1870, S. 457) konnte sie durch sehr verdünnte Essigsäure nachweisen. Wird das Fett durch Aushungern des Tieres aus den Fettzellen herausgenommen, so bleibt zuerst die Membran erhalten, ist aber nicht mehr nachzuweisen, wenn es zum völligen Schwund des Fettes und zum völligen Zusammenziehen des Protoplasten gekommen ist (Toldt). Verliert die Zelle das Fett sehr schnell, so fällt die membranumhüllte Zelle sogleich flach zusammen, scheint von einem „schleimigen Zellsaft“ erfüllt zu sein und zieht sich dann

erst zusammen (auch Stöhr, 1915, S. 83). Bei langsamem Fettverlust rundet sich die Zelle nach und nach ab. Die Abnahme des Volumens der Zelle ist, wie wir sahen, eine große; die Fettzelle des Fettkörpers des Frosches zog sich ja vom Volumen 100 auf das Volumen 4 zusammen.

Mit Bezug auf meine oben ausgesprochene Vermutung will ich auch darauf aufmerksam machen, daß die Fettkörper der Arthropoden nicht einen großen, sondern zahlreiche kleinere Fetttropfen enthalten (Bergh, 1894). Besonders ist die Beobachtung, die v. Schumacher (1915, vorzüglich Fig. 6) an den Fettzellen der Schwimmhaut der Vögel machte, hervorzuheben. Das Zytoplasma der mit einer Membran versehenen Zellen ist mit zahlreichen Fetttropfen erfüllt, welche sich gegenseitig abplatten und das zwischen ihnen liegende Zytoplasma zu feinen Lamellen zusammendrücken. Allerdings liegt hier der Kern in der Zellmitte und ist eckig zusammengedrückt wie der Kern stärkereicher Endospermzellen, so daß es möglich wäre, daß wir zwei Typen von Fettzellen zu unterscheiden hätten. In dem einen Fall läge der Kern im dünnen Wandplasma an der Peripherie, ein großer massiver Fettropfen nähme die Zellmitte ein; im anderen Fall läge der Kern in der Mitte der Zelle, und das ihn umgebende Zytoplasma enthielte zahlzeiche Fettropfen.

In Zellen, in welchen neben Öltropfen, die wahrscheinlich Fetttropfen sind, noch reichlich andere Ante ausgeschieden werden, sind die Fettropfen klein und zahlreich. Bei gut mit Reserveanten gefüllten Leberzellen des Frosches, in deren Zytoplasma Eiweißkörner, Allinante, Glykogenklumpen und Fettropfen nebeneinander Platz finden müssen, sind die Fettropfen klein. Ebenso verhalten sich die Fettropfen im Zytoplasma des Eies des Mehlwurms (siehe unsere Fig. 63), wo sie mit Eiweiß- und Glykogenanten den Platz teilen müssen.

Ökologische Fettante.

Die Fettropfen der typischen Fettzellen sind Reserveante für den ganzen Organismus, andere sind es für bestimmte Organe oder für Einzelzellen. Es gibt aber auch Fettropfen, welche keine Reservestoffe für das Individuum sind, in dem sie entstehen, welche vielmehr eine ökologische Bedeutung haben, dabei, entsprechend ihrer ökologischen Verwendung, die normale Zusammensetzung der Fettropfen oder eine von dieser mehr oder weniger stark abweichende Zusammensetzung besitzen.

So sind die Fettropfen der Milchdrüse der Säugetiere noch normale Fettropfen. Die Zusammensetzung der Fettante der Milchdrüsenzellen der Kuh kennen wir aus den Resultaten der makrochemischen Untersuchung der Kuhbutter (Brahm, 1911, S. 202; Glikin, 1913, S. 449; Oppenheimer, 1910, S. 386), gut. Diese besteht fast nur aus Neutralfetten, enthält außerdem Cholesterin (Glikin, S. 451: 0,3—0,4% Rohcholesterin) und Lezithin (0,036—0,049 %, Kephalin 0,027—0,045 %). Ob das Lezithin in den Fettanten liegt, weiß man auch hier nicht, denn es könnte erst bei der Butterbereitung durch das Fett gelöst worden sein. Das Cholesterin liegt aber wohl, wie die gelben

Farbstoffe, welche auftreten, wenn die Kühe mit frischem Gras oder gelben Blüten gefüttert werden, in den Fettanten. Der gelbe Farbstoff stammt sehr wahrscheinlich aus den Trophoplasten der Pflanzen, welche zum Futter dienten. Überhaupt ist die Zusammensetzung der Ante der Milchdrüsenzellen sehr abhängig vom Futter (Glikin, 1912, S. 18).

Die Milchdrüsenzellen bauen die Milch aus den ihnen durch das Blut zugeführten Stoffen auf und scheiden die Milch aus, ohne daß sie dabei zugrunde gehen (Literatur über Milchdrüsen bei Arnold, 1906, Oppenheimer, 1910, S. 382, Schil, 1912).

Die Milch enthält in der Flüssigkeit, in welcher die Fettante schwimmen, mehrere Eiweißkörper (Kaseïn, Laktoglobulin, Laktalbumin usw.), ein paar Kohlehydrate, von denen der Milchzucker das hauptsächlichste ist, Phosphatide, ferner Spuren von Harnstoff, Kreatinin, Kreatin, Orotsäure, Zitronensäure usw. und ferner Mineralstoffe: 0,17% K_2O; 0,05% Na_2O; 0,19% CaO; 0,02% MgO; 0,18% P_2O_5; 0,1% Cl. Alle diese Stoffe werden also von der Milchdrüsenzelle ausgeschieden.

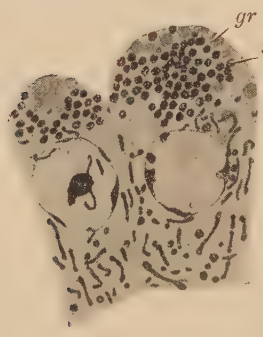


Fig. 110. Milchdrüsenzelle des Meerschweinchens, einige Tage nach der Geburt. Flemmings Lösung, Eisenhämatoxylin. *gr* Fett, *grs* grains de sécrétion. Die fadenförmigen Gebilde sind wahrscheinlich Allinante. Hoven 1911, Fig. 3.

Man hat in den Milchdrüsenzellen bis jetzt gefunden und aus ihnen austreten gesehen optisch homogene Fettropfen, die wohl direkt den Fettkügelchen der Milch entsprechen werden, deren Durchmesser in der Kuhmilch (nach Woll) 2,4—4,6 μ beträgt, ferner optisch inhomogene Zellsaftante, vielleicht aus einer Eiweißlösung, in der Fettropfen liegen, bestehend, und homogene, vielleicht Eiweiß enthaltende Zellsaftante (Arnold, 1906, S. 492), die vielleicht den grains de sécrétion Hoven's (siehe Fig. 110) entsprechen.

Ferner hat man in der Zelle Gebilde („Chondriosomen"), die anscheinend Allinante sind, gesehen, von denen man kein Austreten beobachtete, die aber bei der Sekretion teilweise verschwinden (Hoven, 1911, 1912, S. 584; Steinhausen, 1892); sie sollen sich nach Hoven (1912, S. 586) in Fettropfen und Zellsaftvakuolen umwandeln, was aber bestimmt unrichtig ist. In den Kernen sah Unger (1898, S. 192) „Chromatinkörnchen" im Zellkern bei der Laktation auftreten.

Homogene, inhomogene Zellsaftante und Fettröpfchen treten aus dem nach der Alveole zu völlig nackten Zytoplasma in die Alveole aus, wobei das Zytoplasma glatt bleibt oder sich ein wenig nach der Alveole vorwölben kann.

Ein zweites Beispiel ökologischer Fettanten sind die der Bürzeldrüsen der Vögel. Diese werden von den Tieren auf die Federn aufgetragen, um sie vor Naßwerden zu schützen und haben entsprechend ihrer ökologischen Bedeutung eine von den normalen Fettanten abweichende Zusammensetzung.

Das Sekret der Bürzeldrüse der Gans ist von Röhrmann (1904) untersucht. Es besteht nur aus Fettsäureestern des Glyzerins und des Oktadezylalkohols ($C_{18}H_{38}O$). Die Fettsäuren der Ester sind wahrscheinlich Stearin-, Palmitin-, Öl-, vielleicht auch Isomere der Myristin- und Laurin-Säure. Dabei ist eine Abhängigkeit der Zusammensetzung von der des gefütterten Fettes festgestellt. Im Sekret sind mehr Oktadezylester und weniger Glyzerin enthalten als in der Drüse, was darauf hindeutet, daß die Ante vor dem Austreten noch etwas verändert werden. Eine Schilderung des Vorganges der Antenbildung der Bürzeldrüse gibt Stern (1905). Die Drüsenzellen der Bürzeldrüse sterben, zum Unterschiede von den Milchdrüsenzellen, nach der Bildung der Ante ab. Die peripheren Drüsenzellen der Tubuli der Bürzeldrüse vermehren sich, bilden die Fettante und sterben ab, und die Reste ihres Protoplasten, gemischt mit den Fettanten, füllen den Kanal der Tubuli der Drüsen. Die Fettropfen der reifen Drüsenzellen besitzen ungefähr den dritten Teil des Durchmessers des Kernes und fließen beim Absterben der Zelle zusammen.

Noch weiter weicht die chemische Zusammensetzung der Ante der Drüsenzellen der Haarbalgdrüsen der Haut des Schafes von der normaler Fettante ab. Diese Drüsenzellen gehen ebenso wie die der Bürzeldrüsen nach der Fettantenbildung zugrunde. Das aus der Drüse ausgeschiedene Fett ist in Äther, Chloroform, Benzin leicht löslich und besteht aus einem Gemisch von Fettsäureestern, einwertigen Alkoholen und freien Fettsäuren. Es spielen eine Hauptrolle eine ölige Säure, Cerylalkohol und Karnaubylalkohol, und es kommen noch Lanozerinsäure, Lanopalminsäure, Myristinsäure, Karnaubasäure und von Alkoholen Cholesterin, und Isocholesterin vor. Glyzerin ist hier, wahrscheinlich als relativ wenig widerstandsfähig, ganz ausgeschlossen.

5. Abfallante oder Sekretante.

A. Definitionen und Allgemeines.

Ehe wir zur Besprechung der tierischen und pflanzlichen Abfallante schreiten, müssen wir uns zuerst über die in diesem Kapitel zu gebrauchenden Namen und die dazu gehörigen Begriffe einigen.

In der Physiologie der Metazoen wendet man zuerst die Namen Sekret und Exkret folgendermaßen an. Ziegler (1912, S. 605) sagt: „Sekrete nennt man in der tierischen Physiologie die Absonderungsprodukte der Drüsen des tierischen Körpers; sie dienen zur Verdauung (Speichel, Magensaft, Galle usw.) oder zum Schutz der äußeren und inneren Oberfläche der Organe (Drüsen der Haut, Drüsen der Schleimhäute, Synovia usw.) oder zur Ernährung der Embryonen oder der Jungen (wie z. B. die Milch) oder zu anderen Zwecken. Die Tätigkeit der Drüsen, durch welche sie die Sekrete ausscheiden (sezernieren), heißt Sekretion.

Solche Absonderungen, welche zur Fortschaffung von beim Stoffwechsel gebildeten unbrauchbaren Stoffen dienen, werden Exkrete (z. B. der Harn) genannt. Zwischen Sekreten und Exkreten

läßt sich aber keine scharfe Grenze ziehen; z. B. ist der Schweiß insofern als Sekret zu bezeichnen, als er ein Schutzmittel gegen Überhitzung ist, aber insofern als Exkret, als durch ihn auch Salze, Harnstoff und Fettsäuren ausgeschieden werden."

Diese Definition ist eine biologische, für das vielzellige Tier geschaffene. Sekret nennt man also eine von einem Drüsenorgan ausgeschiedene Substanz, wenn sie unserer Meinung nach noch Bedeutung für das tierische Individuum hat, Exkret, wenn sie unserer Meinung nach keine hat. Die Bedeutung kann dabei eine physiologische oder eine ökologische sein. Wie in allen Fällen, bei denen es sich um Aufstellung biologischer Kategorien handelt, gibt es Übergangsfälle.

Diese ursprüngliche Definition ist aber von neueren Histologen und Physiologen der Tiere nicht immer festgehalten worden. Verworn (1915) schließt sich zuerst noch an die alte Definition an. Obgleich er wesentlich die Einzelzelle behandelt, bezieht er sich doch noch auf die vielzelligen Organismen, indem er S. 207 sagt:

„Man scheidet die von der Zelle abgegebenen Stoffe, unter denen sich gasförmige, flüssige und feste in allen Konsistenzgraden befinden, in Sekrete, wenn sie im Leben des Organismus noch irgendeine nützliche Rolle spielen, und in Exkrete, wenn sie nur als unbrauchbare Reste nach außen entfernt werden. Danach spricht man auch von einer Sekretion, im Gegensatz zur Exkretion."

Zu den Sekreten, welche „nach ihrer Produktion den Organismus verlassen", rechnet er Muzin, Talg der Talgdrüsen, ätherische Öle, sagt aber weiter (S. 209): „Schließlich könnte man als Sekrete im weitesten Sinne auch die in der Zelle produzierten Stoffe, wie Stärke, Aleuronkörner, Fettröpfchen usw. auffassen, die in der Zelle eine Zeitlang gespeichert, später im Stoffwechsel wieder verbraucht werden." Zu den Sekreten, „die nach ihrer Produktion dauernd im Organismus bleiben", rechnet er Pigmente, Kalknadeln der Holothurien, Zellulosemembran der Pflanzenzellen usw. Zu den Exkreten rechnet er z. B. Kohlensäure, Wasser, Milchsäure, Harnstoff, Harnsäure, Toxine.

Mit dieser Erweiterung seiner zuerst gegebenen Definition nähert sich Verworn der Definition Biedermanns.

Dieser (1917, S. 18) hat wohl die weiteste Definition von Sekret gegeben, die man bilden kann. Er versteht unter Sekret alle nicht zu unserem Protoplasten gehörigen Gebilde und Stoffe. Exkretstoffe nennt er seine Sekrete, wenn sie zur „definitiven Ausscheidung bestimmt sind" (S. 19).

Auch die Botaniker gebrauchen die Namen Sekret und Exkret verschiedenartig.

De Bary (1866, S. 93 und 141) bezeichnet die Stellen der Epidermis, an denen in den Zellwänden der Epidermiszellen „Harze, ätherische Öle, Pflanzenschleim, Gummi, Zucker" auftreten, als Drüsen, deren Absonderungsprodukt als Sekret. Sekret bedeutet also bei de Bary „Absonderungsprodukt"; über den physiologischen oder ökologischen Wert der Absonderung sagt der Name Sekret nichts aus. Unter dem Namen Sekretbehälter faßt er Sekretschläuche (sehr gestreckte Zellen) und Sekret enthaltende Interzellularräume, für welche er auch den Namen „innere Drüse" anführt, zusammen.

Haberlandt (1909, S. 442) bezeichnet die für die Pflanzen unbrauchbaren gasförmigen und tropfbarflüssigen Ausscheidungen nicht als Exkrete, sondern ebenso wie die ökologisch bedeutsamen Ausscheidungen als Sekrete. Sekretionsorgane sind ihm alle Ge-

bilde, die aus den Zellen stammende Ausscheidungen hinausbefördern. Bleiben die Sekrete in den Zellen liegen, so nennt er die sekrethaltigen Zellen „Exkretbehälter“. Seine Definitionen sind bis hierher rein topographisch; sie lassen die biologische Bedeutung der Ausscheidungen ganz unberücksichtigt und beziehen sich eigentlich nur auf die Einzelzelle.

Dann aber führt er (S. 443) ein biologisches Moment ein, indem er sagt: „Von den Sekretionsorganen unterscheiden sich die Exkretbehälter vor allem dadurch, daß die Zellen, aus denen sie bestehen, oder aus denen sie hervorgehen, End- oder Nebenprodukte des Stoffwechsels, Exkrete im ernährungsphysiologischen Sinne des Wortes, in ihrem Lumen aufspeichern.

Aus Sekretzellen zusammengesetzte Apparate nennt Haberlandt Drüsen, so daß sein Name Sekretzelle mit dem gleichbedeutend ist, was die Zoologen und Anatomen Drüsenzelle nennen.

Weiter (S. 444) rechnet Haberlandt zu den „Sekretionsorganen“ als einzellige oder mehrzellige „Sekretionsapparate“ die Hydathoden, Salzdrüsen, Kalkdrüsen usw., die nach der alten Definition Exkretionsorgane sind, ferner die Verdauungsdrüsen der Insektivoren und die Nektarien; zuletzt stellt er zu den Sekretionsorganen auch die „Öl-, Harz-, Schleim- und Gummidrüsen“, zu denen er die Drüsenhaare, Drüsenschuppen, „die inneren Drüsen“ (d. h. die rundlichen interzellularen Sekretbehälter und „die gangförmigen Sekretionsorgane“ (die gangförmigen interzellularen Sekretbehälter), die wohl beide als ökologisch bedeutsame Sekretionsorgane im alten Sinne zu betrachten sind. Unter die „Exkretbehälter“ stellt er die „Ölbehälter“, (also die Schutzsekrete enthaltenden Einzelzellen), Kristallbehälter, Kieselzellen usw.

Ich habe mich (Erstes mikroskopisches Praktikum 1915, S. 213) in der weiten Fassung des Begriffes Sekret an de Bary angeschlossen, indem ich zuerst Exkrete und Sekrete im alten Sinne, als „Sekrete“ zusammenfaßte. Ich bezeichnete dann alle Zellen, welche „Sekrete“ nach außen abscheiden, als Drüsenzellen, alle Zellen, welche spezifische Sekretstoffe in ihrem Plasma ausscheiden und in den Zellen eingeschlossen halten (z. B. ätherisches Öl bei den Pflanzen, Harnstoff bei den Tieren) als „Sekretzellen“.

Ich muß nun aber noch eine einigermaßen scharfe Definition für den Namen „Sekret“ geben.

Wir wollen unter Sekret oder Abfallstoff einer Zelle einen Stoff verstehen, der von der Zelle als Einschluß oder Ausscheidung abgesondert worden ist, aus in ihrem Betriebsstoffwechsel nicht mehr brauchbaren chemischen Substanzen besteht und nicht zum Aufbau eines ergastischen Stützgebildes dient. Im exaktesten Sinne gilt diese Definition nur für das Zellindividuum. In der Tat aber ist ein Stoff meist Abfallstoff für eine Zellspezies, ja er kann für große Gruppen ein Sekretstoff sein, wie z. B. das Kalziumoxalat für alle Angiospermen, der Harnstoff für alle Wirbeltiere. Aber für Bakterien können fast alle Abfallstoffe der höheren Organismen Gebrauchsstoffe werden.

Die Aussonderung eines Stoffes aus dem Zytoplasma der Zelle allein ist kein Kennzeichen für die Sekretnatur desselben, denn es

werden im Betriebsstoffwechsel einer Zelle brauchbare Stoffe oft aus dieser ausgeschieden, wie z. B. Fett von den Milchdrüsen, Zucker von den Nektardrüsen, dann haben wir eben die Ausscheidung eines Gebrauchsstoffes meist zu ökologischen Zwecken vor uns. Auch manche ergastischen Stützgebilde sind ohne weiteres ausgeschlossen, die aus Kohlehydraten oder Eiweißstoffen bestehen, aber die meisten müssen wir besonders als nicht zu unseren Sekreten gehörend erklären, so z. B. die Kieselskelette mancher Tiere.

Ich schließe mich damit wieder an meine physiologische Einteilung der ergastischen Gebilde an, die ich (1917 b, S. 661) aufstellte. Ich unterschied:

a) ergastische Gebrauchsgebilde,
b) ergastische Sekretgebilde,
c) ergastische Stützgebilde.

So haben wir einen Begriff gewonnen, den wir für die Zwecke dieses Kapitels verwenden können. Sekretante oder Abfallante sind aus Sekretstoffen oder Abfallstoffen bestehende Ante. Von den Sekreten werden wir, wie immer, nur die Einschlüsse, nicht die Ausscheidungen behandeln, also nur Ante, die in Organen des Protoplasten liegen.

Ein paar Worte über die Drüsenzellen und ihre Ante mögen noch gesagt werden.

Man kann im ganzen Organismenreich folgende Arten von Drüsenzellen vom morphologischen Standpunkt aus unterscheiden:

1. Mit ergastischer Membran versehene Drüsenzellen, welche keine Sekretante im Zytoplasma bilden und das Sekret durch die Membran hindurch ausscheiden.

2. Eine ergastische Membran besitzende Drüsenzellen, die Sekretante im Zytoplasma bilden und das Sekret durch die Membran hindurch ausscheiden.

3. Drüsenzellen ohne Membran, welche die sezernierende Seite abschließt, deren Protoplast während der Sekretion erhalten bleibt, deren Zytoplasma Sekretante in sich ausbildet und aus sich heraustreten läßt. Sie befinden sich abwechselnd in einem sekretreichen und einem sekretarmen Zustand.

4. Nackte Drüsenzellen, welche Sekretante im Zytoplasma bilden, die durch Absterben und Zerfall des Protoplasten frei werden.

5. Drüsenzellen, welche nackt sind, Sekretante im Zytoplasma bilden und mit einem Teil des Zytoplasmas abschnüren.

Zu 1 sind wahrscheinlich die meisten Drüsenzellen der Pflanzen zu rechnen. Ich (1884) habe genau die Drüsenzellen von Rhus toxicodendron untersucht, deren Sekret sich durch Eisenchlorid intensiv schwarz und durch Molybdänsäure tief blau färbt. Es konnte durch beide Reagentien keine Spur des Sekretes in den Drüsenzellen nachgewiesen werden.

1884 hat Mayr (Bot. Centralbl. 20, S. 87) dasselbe für die Sekretbehälter der Fichte und Lärche festgestellt.

Es werden die chemischen Verbindungen, welche die Sekrete zusammensetzen, wahrscheinlich im Wasser der Zelle gelöst in die Membran gebracht und dort in feinsten nicht sichtbaren Tröpfchen

abgeschieden werden, die dem Sekretraume zufließen. Tschirch (1900, S. 337), der von dem Satz ausgeht: „Es erscheint nicht wahrscheinlich, daß Harz und ätherische Öle durch mit Wasser imbibierte Membran diffundieren kann“ — wird mit diesem Satz nicht recht haben und noch weniger damit, daß einer Schicht, der Membran der Drüsenzellen, der resinogenen Schicht, „die Fähigkeit zukomme, Balsam“ (d. h. Harz und ätherische Öle) „zu bilden“. Die wesentlich ergastische Membran wird diese Fähigkeit wahrscheinlich nicht besitzen.

Für 2 ist Ononis spinosa ein Beispiel, wenn sich Behrens (1886) nicht getäuscht hat. „Das Sekret erscheint im Plasma der Kopfzellen in kleinen Tropfen. Die Undurchsichtigkeit des Drüsenkopfes hindert die genauere Beobachtung der Sekretbildung. Jedenfalls erscheint das Sekret später in Form äußerst zahlreicher feiner Tröpfchen an der Außenfläche des Drüsenkopfes, wird also durch die Membran hindurchgepreßt. — Die Tröpfchen vermehren und vergrößern sich bei andauernder Sekretion, fließen zu einem großen Tropfen zusammen und dieser tropft ab. — Nie findet man die Kutikula gesprengt. Größere Mengen von Sekret sammeln sich in den Kopfzellen erst, wenn dieselben sich dem Tode nähern.“ — Wie gesagt, ist es wohl möglich, daß sich Behrens getäuscht hat. Tschirch (1900, S. 382 und 383) und Tunmann haben die Frage bei vielen Drüsenhaaren geprüft und fanden, daß die Tropfen in den Drüsenzellen mit dem Sekret nicht identisch waren.

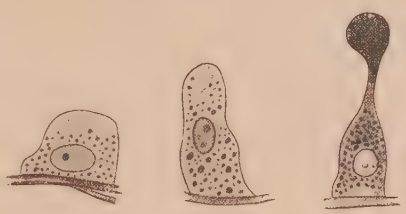


Fig. 111. Phasen der Drüsenzellen mit „blasenförmiger Sekretion“. Nach Milawsky.

Dem Typus 3 folgen die Milchdrüsen-, die Speicheldrüsen-, die Schweißdrüsenzelle.

Für 4 können die Bürzeldrüsen-, die Talgdrüsenzellen und die Körnchenzellen der Haut der Amphibien dienen.

Für 5 kann die Glandula mandibularis superficialis des Kaninchens (Mislawsky, 1911) dienen, welche in Fig. 111 abgebildet ist.

Außer in den angeführten Drüsenzellen finden sich Sekretante vorzüglich noch in den Sekretzellen der Pflanzen und Tiere. Aber auch in anderen Zellarten der Organismen finden sich Sekretante; so z. B. finden sich Kalziumoxalatkristalle nicht nur in typischen Oxalatzellen der Pflanzen, sondern sehr oft in kleineren Mengen auch in Parenchymzellen.

Selbstverständlich ist es, daß sich Sekretante und Gebrauchsstoffante nicht scharf voneinander scheiden lassen, schon deshalb kann es nicht immer geschehen, weil es Ante gibt, die aus einem Gemisch von Gebrauchs- und Sekretstoffen bestehen, ein Fall, der häufig bei den Zellsaftanten verwirklicht ist. Ich stimme also mit Pfeffer (1897, 2. Aufl., S. 452) überein, welcher sagt: „Aus alledem geht wiederum hervor, daß selbst mit Bezug auf einen bestimmten Organismus eine scharfe Abgrenzung von formativen, plastischen und aplastischen Stoffen unmöglich ist.“

Von den ungeheuer zahlreichen Arten der sich in den Zellen der Organismen findenden Sekretanten können wir nur eine verhältnismäßig kleine Zahl behandeln. Es ist nur für wenige etwas über die chemische Zusammensetzung bekannt, und nur die wichtigsten dieser Ante können wir behandeln.

Zum Unterschied von den Gebrauchsanten werden einmal gebildete Sekretante nicht wieder gelöst, wohl aber werden die Abfallstoffe allermeist im gelösten Zustand direkt aus den sie bildenden Zellen nach andern sie speichernden Zellen, in denen sie Ante bilden, verlagert. Das müssen wir für das Autoplastensekret annehmen und können es für das Mesekret nachweisen. Bei Ilex aquifolium wandert das Mesekret aus assimilierenden Zellen nach farblosen Zellen der Wurzelrinde. Am deutlichsten treten diese Verhältnisse bei dem Kalziumoxalat hervor.

Eine Abkapselung kommt bei Mesekret, Autoplastensekret und Olkörpern der Lebermoose nie vor. Dagegen findet in typischen Sekretzellen nicht selten Ausscheidung einer ergastischen Hüllhaut um das Abfallant durch das Zytoplasma, also eine Abkapselung, statt. So werden Schutzsekretante nicht selten, sehr häufig Kalziumoxalatkristalle abgekapselt. Die Abkapselung scheint die Bedeutung zu haben, das Zytoplasma in seiner Arbeit zu entlasten, indem die Hüllhaut den Durchtritt der Sekrete gleichbleibend beschränkt oder aufhebt. Allermeist werden die Hüllhäute durch ein Stielchen oder eine Brücke an der Zellwand befestigt; wahrscheinlich liegt der Vorteil dieser Einrichtung darin, daß durch das Festlegen die Ante das Zytoplasma weniger belasten und stören.

Wir haben unter den Abfallanten ein Beispiel für optisch homogene flüssige Abfallante in dem Mesekret, für emulsionsartige in den Ölkörpern, für kristallinische in den Kalziumoxalatkristallen.

Es ist nicht unmöglich, daß alle optisch homogenen flüssigen und alle emulsionsartigen Ante mit dem Autoplastensekret zusammenhängen, indem dieses hauptsächlich die Muttersubstanz ist, durch deren Umwandlung die chemischen Verbindungen entstehen, welche diese Sekrete zusammensetzen.

Die Kompliziertheit der chemischen Zusammensetzung dieser Sekrete erläutern unsere Angaben über die Chemie der Schutzsekretante. Die optisch homogenen Sekretante scheinen niemals Gebrauchsstoffe zu enthalten.

Interessant ist es, daß auch das Kalziumoxalat sicher zum großen Teil in einer gewissen Beziehung zur Tätigkeit der assimilierenden Zellen steht. Wie ich (1918 c) zeigte, entsteht Oxalat aus dem bei der Eiweißbildung in den Autoplasten frei werdenden Kalzium und aus Oxalsäure, welche auf einen Reiz des frei werdenden Kalziums hin von den Protoplasten gebildet wird.

Ich habe selbstverständlich nur die häufigsten Abfallante der Pflanzen besprochen. Es sind noch einige Gebilde bekannt, die hierher gehören; die meisten sind zu wenig untersucht, es liegt hier noch ein Feld der mikrochemischen, morphologischen und physiologischen Forschung vor uns.

Von den tierischen Sekretanten habe ich nur die Sterinante behandelt, über welche wir einigermaßen unterrichtet sind. Sie sind

durch ihre Doppelbrechung interessant. Doppelbrechende kugelförmige flüssige Ante der Zelle sind meiner Meinung nach keine flüssigen Kristalle, sondern flüssige Tropfen, in denen ein feintrichitischer Sphärit entstanden ist. Auch die Doppelbrechung, welche Autoplastensekrettropfen von Vaucheria nach Behandlung mit Kalilauge zeigten (Arth. Meyer 1918 c, S. 240) und die, welche Mesekrettropfen beim Eintrocknen der Blätter, welche sie enthalten, annehmen können, ist so zu erklären.

Die sichere Entscheidung darüber, ob flüssige Kristalle oder Sphäriteinschlüsse vorliegen, ist bei so kleinen Objekten kaum zu gewinnen.

Im allgemeinen sind Sekretante in tierischen Zellen wohl deshalb selten anzutreffen, weil das Tier die Abfallstoffe im allgemeinen im gelösten Zustand durch Drüsenzellen ausscheidet. Aber es scheinen doch in den verschiedensten Zellarten Sekretante vorzukommen und der Untersuchung zu harren. Genauerer Prüfung bedürfen z. B. die als Harnstoff und Ureat bezeichneten Einschlüsse der Sekretzellen der Fettkörper der Insekten (siehe z. B. Schröder 1913, S. 419), die „Guanin"-Ante der Spinnenleber (Bertau 1881, S. 225), der Sekretzellen der Speichernieren vieler Mollusken, der Muskelepithelzellen von Anneliden (Owenia: Gilson, La Cellule 1898).

Die Einschlüsse mancher tierischer Drüsenzellen sind wohl teilweise zu den Abfallanten zu rechnen, teilweise besser zu den Zellsaftanten. Manche dieser ergastischen Gebilde (darunter auch Gebrauchsante, wie z. B. die Mitochondrien) sind von einigen Anatomen und Zoologen als Organe des Protoplasten aufgefaßt worden, welche die Sekretante erzeugen. Derartige Deutungen sind unrichtig und werden sich bei genauerer, vorzüglich mikrochemischer Untersuchung in unserem Sinn klären. Soweit diese Gebilde aus Sekretstoffen bestehen, sind sie entweder Sekretante selbst, die sich von ihrer ersten Entstehung bis zur Ausscheidung noch verändern können, oder Zellsaftvakuolen, in denen sich nach und nach verschiedene Sekretstoffe anhäufen.

B. Abfallante der Pflanzen.

a) Abfallante der Trophoplasten.

Das Assimilationssekret oder Autoplastensekret.

Unter Assimilationssekret verstehe ich ein in den Autoplasten auftretendes oder aus ihnen austretendes Sekret. Als typisches Beispiel gilt uns das Assimilationssekret der Chloroplasten von Tropaeolum majus.

Wie ich schon in einer kleinen Arbeit (1917 a) zeigte, habe ich, wie später auch Schimper, die in den auf der Höhe der Assimilationstätigkeit stehenden Chloroplasten vorkommenden Sekrettröpfchen, deren Natur noch schwer erkennbar war, als „Grana" bezeichnet. Ich hielt sie für prinzipiell von den „Öltropfen", welche in den Chloroplasten älterer Blätter leicht zu erkennen sind, verschiedene Gebilde. Durch die genaue Untersuchung der Lebensgeschichte der Chloroplasten von Tropaeolum majus erkannte ich (1918 a), daß Grana und Öltropfen nur verschiedene Stadien der Ausbildung von

Tröpfchen derselben Substanz seien und führte (1917a, S. 593) für diese Substanz den Namen Assimilationssekret ein, möchte jedoch auch den topographischen Namen Autoplastensekret empfehlen, solange der Zusammenhang des Sekretes mit dem Assimilationsprozeß nicht völlig gesichert ist.

Das Assimilationssekret entsteht in den Autoplasten, wie wir sehen werden, während der in ihnen stattfindenden Kohlenstoffassimilation und seine Menge nimmt im allgemeinen mit der Dauer der Assimilation zu. Da seine Entstehung im Zusammenhang mit dem Assimilationsprozeß steht, sind die Chloroplasten im Dunkeln erwachsener Laubblätter völlig sekretfrei. Aus den homogenen Chloroplasten der bei völliger Dunkelheit erwachsenen kleinen Laubblätter von Tropaeolum traten auch nach Zusatz von Eisessig + 15% Wasser keine Tröpfchen aus (1917a, S. 598), ebenso nicht aus den optisch homogenen 3 μ großen Chloroplasten eines 5 mm langen, im Dunkeln erwachsenen Laubblattes von Camellia japonica.

Wir wollen die Form des Auftretens des Sekretes in den assimilierenden Chloroplasten der Laubblätter von Tropaeolum und Funkia verfolgen. Wir werden finden, daß zuerst kein Assimilationssekret in den Chloroplasten vorhanden ist, daß dann immer mehr an Größe zunehmende Sekrettröpfchen auftreten.

Verhalten der Assimilationssekret-Tropfen während des Heranwachsens, der Lebenshöhe und dem Vergilbungsprozeß normal assimilierender Chloroplasten von Tropaeolum majus.

Samenpflanzen vom 23. April, in Töpfen im Gewächshaus wachsend, am 8. Mai ungefähr 8 cm hoch. Wenn die Blätter stärkereich waren, wurden sie vor der Untersuchung einen Tag verdunkelt.

Am 13. Mai wurde ein zweitältestes, 18 mm großes, noch hellgrünes Blatt einer Pflanze, welche erst 4 junge Blätter gebildet hatte, untersucht.

Länge der Palisadenzellen 30 μ. Da das Blatt am 8. erst 6 mm groß gewesen war, so hatten die Chloroplasten wohl nur wenige Tage nach ihrer lebhaften Teilung assimiliert.

Schnitt in Wasser: Chloroplasten hellgrün, 5 μ, homogen.

1proz. Osmiumsäure: Chloroplasten homogen; im Zellsaft scheiden sich schwarze Körnchen aus, welche die Beobachtung stören. Setzt man nach Osmiumsäure Chloralhydrat (1 Vol. + 1 Vol. Wasser) hinzu, blassen die Chloroplasten ab, bleiben jedoch homogen. Deutlich umschriebene Punkte oder Tröpfchen treten nicht auf.

Eisessig + 15 Proz. Wasser: Die Chloroplasten blassen ab, bleiben aber zuerst homogen; dann treten grüne Punkte auf, die sich bei weiterem Zusatz des Reagens lösen.

Pflanze mit 5 jungen Blättern am 16. Mai; 28 mm großes, ältestes grünes Blatt. Dasselbe hatte am 8. einen Durchmesser von 16 mm gehabt, hatte also wohl 6 Tage länger assimiliert als das Blatt vom 13. Mai. Länge der Palisadenzellen 55—60 μ.

Wasser: Chloroplasten hellgrün, 5 μ, homogen.

Osmiumsäure: Man sieht bei tiefer Einstellung schwach dunkle Flecke; deutliche Punkte sind nicht erkennbar. Im Zellsaft oft dunkler Niederschlag. Danach verdünntes Chloralhydrat: Nach völliger Entfärbung der Chloroplasten blasse Pünktchen, die bei tiefer Einstellung etwas dunkler als die Grundmasse, bei hoher nicht stärker lichtbrechend als diese erscheinen.

Eisessig + 15 Proz. Wasser: Die Chloroplasten werden merklich entfärbt und verfärbt. Sie werden inhomogen, es treten blasse, aber deutlich umrissene Punkte hervor, die grün gefärbt sind.

Dunkelgrünes Blatt von 39 mm Durchmesser der vorigen Pflanze am 22. Mai. Länge der Palisadenzellen 55—70 μ. Das Blatt war am 8. Mai 7 mm groß, hatte also wohl 9 Tage länger als dasjenige vom 13. Mai assimiliert.

Wasser: Die 5—7 μ großen Chloroplasten erscheinen fein und nicht gleichmäßig punktiert. Die Pünktchen, welche kaum 0,2 μ Durchmesser haben, werden bei hoher Einstellung nicht stärker lichtbrechend.

Osmiumsäure: Die Punkte treten nach einiger Zeit deutlich dunkler hervor. Im Zellsaft entsteht ein dunkler Niederschlag, der die Beobachtung stört. Danach verdünntes Chloralhydrat: Tröpfchen treten anscheinend nicht aus.

Eisessig + 15 Proz. Wasser: Nach Verblassen der Chloroplasten treten grüne Punkte auf, die auch noch erhalten bleiben, nachdem die Chloroplasten ihre Umrisse verloren haben und zusammengeflossen sind.

Ältestes eben ausgewachsenes Blatt einer Freilandpflanze, deren Blattspreite einen Durchmesser von 8 cm besaß. Pallisadenzellen 70—80 μ.

Wasser: Die Chloroplasten besitzen 6—7 μ Durchmesser. In den Chloroplasten Pünktchen von etwas verschiedenem Durchmesser, der ungefähr 0,2 μ beträgt. Pünktchen bei hoher Einstellung noch nicht heller werdend.

Fig. 112. Chromatophoren aus den in Wasser liegenden Palisadenzellen des dgr. Blattes. Apochromat 2 mm, Apert. 1,30 mm, Okular 12. Vergr. 2600.

Osmiumsäure: Die Pünktchen erscheinen jetzt dunkler und 0,2—0,4 μ groß, werden aber bei hoher Einstellung noch nicht heller; auf dem Durchmesser der Chloroplasten liegen ungefähr 6—8. Danach Chloralhydrat: Pünktchen nach Entfärbung der Chloroplasten noch deutlicher, bei hoher Einstellung jetzt heller erscheinend, nach 5 Minuten etwas blasser werdend, nach 20 Minuten noch ungelöst.

Eisessig + 15 Proz. Wasser: Langsames Verblassen der Grünfärbung, während welcher unregelmäßig große grüne Tröpfchen hervortreten, die nach und nach ganz entfärbt werden, so daß sie nach 15 Minuten nur noch bei ganz enger Blende zu sehen sind.

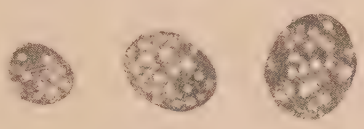


Fig. 113. Chloroplasten aus der Palisadenzelle des dunkelgrünen Blattes von Tropaeolum, mit BENDA fixiert und nach HEIDENHAIN gefärbt. Kompens. Okul. 12, Apochromat 1,3. Vergr. 2600.

Im August gesammeltes großes, dunkelgrünes Laubblatt, auf der Höhe der Assimilationsarbeit.

Wasser: Die durchschnittlich einen Durchmesser von 5—8 μ besitzenden Chloroplasten enthielten in dem optisch homogenen Stroma schwer erkennbare Tröpfchen, die kaum merklich stärker lichtbrechend waren als der verhältnismäßig stark lichtbrechende grüne Chloroplast. Die Chloroplasten in Fig. 112 sind bei mittlerer Einstellung gezeichnet. Der Durchmesser der Sekrettröpfchen beträgt im Durchschnitt jetzt 0,25 μ (ARTH. MEYER 1917b, S. 665), ihr Volumen also 0,0081 cbμ, das Volumen des in einer Palisadenzelle liegenden Sekretes 14,4 cbμ.

Ein Kilo Blatt enthält jetzt ungefähr 0,5 ccm Assimilationssekret. Deutlich treten die Vakuolen hervor, in denen die Sekrettröpfchen liegen, wenn man Blattstückchen 5 Tage nach BENDA fixiert, dann nach der Behandlung mit Alkohol und Chloroform in Paraffin einbettet, schneidet und die Schnitte nach HEIDENHAIN 2 Tage beizt, 2 Tage färbt und 5—10 Minuten differenziert. Passend differenzierte Stellen der Schnitte zeigen die Chloroplasten dunkel, die Vakuolen hell (s. Fig. 113)

Wie schnell sich jetzt eine Vermehrung des Sekretes unter günstigen Bedingungen einstellen kann, lehrt folgender Versuch. Von einem Blatt, welches, nachdem es ausgewachsen war, nur wenige Tage assimiliert hatte, wurde die Hälfte der Spreite mit Staniol bedeckt, dann wurde das Blatt unter günstigen Assimila-

tionsbedingungen 6 Tage stehen gelassen. Danach war in den Chloroplasten der beleuchteten Hälfte mehr Assimilationssekret vorhanden als in der verdunkelten Hälfte (ARTH. MEYER 1917a, S. 598).

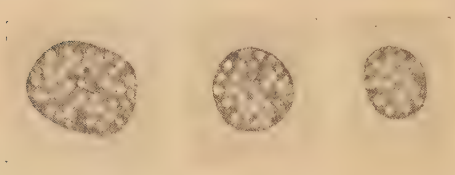


Fig. 114. Drei lebende Chloroplasten aus den Palisadenzellen eines in Wasser liegenden Schnittes eines hellgrünen Blattes von Tropaeolum. Apochrom. 2 mm, Apert. 1,3 Kompens.-Okul. 12. Vergr. 2600.

Im August gesammeltes hellgrünes Blatt von Tropaeolum, welches also ungefähr 30 Tage länger assimiliert hatte als das dunkelgrüne Blatt. Die Chloroplasten des Blattes besitzen ungefähr einen Durchmesser von 4,2 μ.

Wasser: Die Chloroplastensubstanz umhüllt die Sekrettröpfchen allseitig gleichmäßig, und diese wölben sich noch nicht über die Oberfläche des Chloroplasten hervor. Die Tröpfchen sind jetzt viel deutlicher sichtbar, so wie es in Fig. 114 dargestellt ist.

Gelbgrünes Blatt, welches im August gesammelt worden war und etwa 45 Tage länger assimiliert hatte als das von uns untersuchte dunkelgrüne Blatt und sich dem Absterben näherte. Es finden sich in den Schnitten noch Zellen, welche im Altern noch etwas zurückgeblieben sind (Zustand a) und solche, welche gegen den Zustand a im Altern fortgeschritten erscheinen (Zustand b).

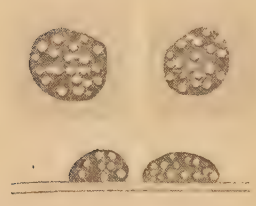


Fig. 115. Gelbgrüne Trophoplasten der Palisadenzellen der gelbgrün. Blätter, welche sich im Zustand a befinden. Apochromat 2 mm, Apert. 1,3. Kompensat.-Okul. 12. Vergr. 2600.

Zustand a:

Wasser: Wie man vorzüglich gut bei seitlicher Lage der ungefähr 3—3,5 μ großen Chloroplasten sieht (Fig. 115), umhüllt deren Masse die Sekrettropfen noch vollkommen und wird auch von den Sekrettropfen noch nicht vorgewölbt. Es ist auch jetzt noch schwierig, zu entscheiden, ob die Sekrettropfen farblos oder grün sind.

Zustand b: In Fig. 116 sind einige um den Kern versammelte Chromatophoren aus Palisadenzellen, welche sich im Zustand b befinden, abgebildet, die fixiert und gefärbt worden waren und die Vakuolen, in denen die Sekrettropfen lagen, gut zeigen.

Wasser: Der Durchmesser der Chloroplasten beträgt jetzt nur noch 2—3 μ. Sie (Fig. 117) enthalten 5—10 Sekrettröpfchen, umhüllt von der verhältnismäßig geringen Menge von Chloroplastensubstanz. Im Zellsaft schwimmen schon einige anscheinend durch die Farbstoffe der gelben Chromatophoren gelblich gefärbte aus den Chromatophoren wahrscheinlich ausgetretene Sekrettropfen.

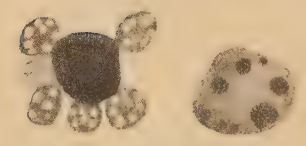


Fig. 116. Chromatophoren und Kerne aus Palisadenzellen eines gelbgrünen Blattes, welche sich im Zustand b befinden. BENDA-fixage und Eisenhämatoxylinfärbung. Apochromat 2 mm, Apert. 1,3. Komp.-Okul. 12. Vergr. 2600.

Im Durchschnitt beträgt jetzt die Größe der in den Chloroplasten liegenden Sekrettröpfchen 0,7 μ, ihr Volumen 0,18 cbμ. In einem Chloroplasten sind etwa 1,03—1,36 cbμ enthalten (ARTH. MEYER 1917b, S. 670), also in einer Palisadenzelle 63,4 cbμ und in einem Kilo Blattsubstanz 2,14 cbcm.

Hellgelbe Blätter, kurz vor dem Vertrocknen. Der Protoplast ist zerfallen. Durch Vergleichung zeigt sich, daß die durch Abgabe von Organeiweiß schrumpfenden Chloroplasten die Sekrettröpfchen mehr und mehr austreten lassen, und daß sich diese im Zellsaft mehr und mehr zu größeren Tropfen vereinigen, welche spezifisch leichter als Wasser sind und durch Aufnahme der gelben Chloroplastenfarbstoffe gelb gefärbt erscheinen.

Das Assimilationssekret von Funkia Sieboldiana.

Zur Ergänzung der an Tropaeolum gemachten Beobachtungen wurde noch die Entwicklung der Sekrettröpfchen bei Funkia untersucht.

Zustand I: Gefunden in eben aus dem Boden dringenden, noch vollständig eingerollten, gelblichen bis gelblichgrünen Blättern von 7—7,5 cm Länge am 23. April und 30. April; ferner in im Dunkeln erwachsenen Blättern von 14 cm Länge am 11. Mai.

Wasser: 2,5—3 μ große Chloroplasten, homogen, hellgrün.

Osmiumsäure: Bleiben homogen. Dann verdünntes Chloralhydrat (1 + 1 Wasser): Bleiben homogen, entfärben sich langsam.

Eisessig + 15 Proz. Wasser: Chloroplasten verblassen und werden nach und nach undeutlich. Zuerst treten mit dem Verschwinden der homogenen Grünfärbung grüne Stellchen, keine Tröpfchen, in den Chloroplasten auf, dann verschwinden die Stellchen.

Zustand II: Gefunden bei Chloroplasten von im Dunkeln erwachsenen, dann vom 11. bis 16. Mai beleuchteten Blättern von 16 cm Spreitenlänge, 4—5 μ große Chloroplasten, die also 5 volle Tage assimiliert hatten.

Wasser und Osmiumsäure wie bei Zustand I.

Osmiumsäure, dann verdünntes Chloralhydrat: Die Chloroplasten bleiben nicht homogen, sondern es zeigen sich blasse dunklere Stellchen, aber noch keine deutlichen Punkte oder Tröpfchen in ihnen.

Eisessig + 15 Proz. Wasser: Wie bei I.

Zustand III: Gefunden bei im Dunkeln erwachsenen, dann 10 Tage beleuchteten Blättern von 19 cm Länge am 21. Mai und ferner bei im Licht entwickelten halb eingerollten Blättern von 18,5 cm Länge am 30. April. Chloroplasten 4—5 μ groß.

Wasser: Wie I und II.

Osmiumsäure: Sehr blasse, etwas dunklere Stellen in den Chloroplasten, welche nach Zusatz von verdünntem Chloralhydrat etwas deutlicher werden, bei hoher Einstellung nicht heller erscheinen als die Substanz des Chloroplasten.

Eisessig + 15% Proz. Wasser: Ähnlich wie I und II.

Fig. 117. Gelbe Trophoplasten aus den in Wasser liegenden Palisadenzellen, die im Zustand b befindlich sind, aus dem gelbgrünen Blatte. Apochromat 2 mm, Apert. 1,3, Komp.-Okul. 12. Vergr. 2600.

Zustand IV: Gefunden bei einem völlig entfalteten, 19 cm langen Blatt, welches nach seinem Austritt aus den Knospenschuppen 20 Tage assimiliert hatte, am 6. Mai. Chloroplasten 4—5 μ.

Wasser: Wie im Zustand I bis III.

Osmiumsäure: Es sind dunklere Stellen, aber keine scharf umschriebenen Stellen zu sehen. Bei Zusatz von verdünntem Chloralhydrat entfärben sich die Chloroplasten, und die dunkleren Stellen erscheinen jetzt als 0,2 μ große, dunkle Tröpfchen, die sich bei hoher Einstellung etwas aufhellen.

Zustand V: Gefunden bei einem 27 cm langen Blatt, welches nach der Entfaltung der Knospe 35 Tage assimiliert hatte. Chloroplasten 5 μ.

Wasser: In den Chloroplasten sind jetzt dunklere Punkte zu erkennen, die meist nicht scharf begrenzt erscheinen, aber vereinzelt schon Tropfenform haben und sogar dann schon beim Heben des Tubus heller werden können. Auf einem Chloroplastendurchmesser liegen ungefähr 6 dunklere Punkte.

Osmiumsäure: Die Punkte werden dunkler und treten deutlicher hervor. Nach Zusatz von verdünntem Chloralhydrat werden die Chloroplasten bis auf einen schwach grauen Ton entfärbt, die Punkte treten alle als dunkel gefärbte Tröpfchen scharf hervor und werden beim Heben des Tubus etwas heller. Ihr Durchmesser beträgt 0,3—0,4 μ.

Osmiumsäure und danach Eisessig + 15 Proz. Wasser: Die Chloroplasten entfärben sich wie in Chloralhydrat, die Veränderung der Tröpfchen ist ebenso wie bei Anwendung von Chloralhydrat, jedoch werden sie etwas größer und werden grünlich. Nach 10 Minuten sind die Tröpfchen bis auf das Verschwinden der grünlichen Färbung unverändert.

Eisessig + 15 Proz. Wasser: Die Chloroplasten entfärben sich langsam, während in ihnen grünliche, nicht besonders stark lichtbrechende Tröpfchen auftreten, die bald undeutlich werden, aber nach 10 Minuten noch sichtbar sind.

Zustand VI: Gefunden bei einem 31 cm langen Blatt, welches nach der Entfaltung der Knospe 85 Tage assimiliert hatte. Chloroplasten 5 μ.

Wasser: In den Chloroplasten liegen scharf begrenzte, 0,4—0,7 μ große Tröpfchen, die deutlich stärker lichtbrechend als die Chloroplastensubstanz sind. 5—6 Tröpfchen liegen auf einem Chloroplastendurchmesser.

Osmiumsäure: Die Tröpfchen werden sofort stark gebräunt und treten noch deutlicher hervor. Nach Entfärbung der Chloroplasten durch verdünntes Chloralhydrat erscheinen die Tröpfchen als geschwärzte, stark lichtbrechende Punkte.

Osmiumsäure, danach Eisessig + 15 Proz. Wasser: Wie bei Zustand V.

Nach dem, was wir mitteilten, können wir über die Entwickelung der Sekreteinschlüsse der Chloroplasten folgendes zusammenfassend aussagen. In den noch wachsenden und sich noch teilenden Chloroplasten ganz junger Blätter ist noch kein Assimilationssekret nachzuweisen. Es gelingt selbst mit Osmiumsäure und verdünntem Chloralhydrat nicht, Spuren von Sekret sichtbar zu machen. Aber schon in den Chloroplasten nicht ausgewachsener Blätter, welche 5—6 Tage kräftig assimiliert haben, treten durch die gleichen Reagentien blass-dunklere Stellchen hervor. Diese rühren vielleicht von Sekrettröpfchen her, die viel kleiner als 0,2 μ sind und unregelmäßig dichter und weiter voneinander entfernt liegen.

Erst nach ungefähr 20tägiger Assimilation sind bei unseren Versuchspflanzen die Sekrettröpfchen so groß, daß in den Chloroplasten in Wasser liegender Blattquerschnitte dunkele Stellen zu beobachten sind. Nach der Osmiumsäure-Chloralhydratreaktion sieht man dann anstatt der dunkleren Stellen 0,2 μ große Tröpfchen liegen, die vielleicht durch Abrunden der Sekretante schärfer begrenzt erscheinen und durch die Färbung deutlicher hervortreten.

Nach 35tägiger Assimilation waren bei Funkia neben dunkleren Stellen schon einzelne Tröpfchen in den Chloroplasten von in Wasser liegenden Präparaten zu sehen, während nach Osmiumsäurezusatz auch die Stellen dunkler und schärfer begrenzt hervortraten und nach darauffolgendem Zusatz von Chloralhydrat in Tröpfchen von 0,3—0,4 μ Durchmesser übergingen, die bei Hebung des Tubus etwas heller wurden.

In den Chloroplasten in Wasser liegender Präparate ausgewachsener, dunkelgrüner Laubblätter von Tropaeolum erkannte man ungleich große, im Durchschnitt 0,2 μ Durchmesser besitzende Tröpfchen.

Verfolgte man die Sekrettropfen in den Chloroplasten der sich langsam durch hellgrün nach hellgelb verfärbenden Blätter von Tropaeolum weiter, so sah man diese immer stärker lichtbrechend werden.

Es rührt dieses wahrscheinlich einmal daher, daß die Substanz der Chloroplasten eiweißärmer wird, dann aber vielleicht auch daher, daß die leicht flüchtigen Bestandteile des Sekretes entweichen.

Ferner nahm das Volumen der Sekrettröpfchen mit der Verfärbung der Blätter mehr und mehr zu, entsprechend der längeren Assimilationsdauer. Die Tröpfchen vergrößerten sich zuletzt anscheinend auch durch Zusammenfließen, blieben aber selbst in den schon gelben Chloroplasten stets von Chloroplastensubstanz völlig umhüllt. Erst beim Absterben der Chloroplasten gelangt das bis

jetzt farblose Sekret in den Zellsaft und nimmt bei dem Austritt aus dem toten Chloroplasten die Karotine desselben mit, die sich in dem Sekret leicht mit gelber Farbe lösen. Im Zellsaft fließen die gefärbten Sekrettropfen unter Umständen noch zu größeren Tropfen zusammen.

Vergilben die dunkelgrünen Blätter im Dunkeln, so daß kein Sekret mehr in ihren Chloroplasten gebildet werden kann, so können sich beim Absterben der Chloroplasten keine Tropfen bilden, der Farbstoff der Chloroplasten allein kommt dann in Form klumpenförmiger Massen zur Beobachtung.

Wurde ein im Licht erwachsenes Blatt von Tropaeolum, welches, nachdem es ausgewachsen war, nur noch ein paar Tage assimilieren konnte, verdunkelt, so fanden sich kurz vor seinem Absterben nur kleine Klumpen gelben Chloroplastenfarbstoffes in den Palisadenzellen, während bei den Blättern, welche weiter assimiliert hatten und im Licht vergilbt waren, große Tropfen durch den Farbstoff gefärbten Assimilationssekretes lagen (1917a, S. 590).

Bei den Pteridophyten fand Schimper keine Öltröpfchen, wohl aber Grana. Wir untersuchten nur die Blätter von Scolopendrium vulgare und Aspidium aculeatum. Sie werden beim Altern nicht gelb, die Chloroplasten bekommen nur eine etwas bräunlichere Färbung und die Blätter sind nach dem Absterben braun.

In ein Jahr alten, noch lebenden Blättern von Scolopendrium waren die 3—4 μ großen Chloroplasten bräunlich grün und zeigten in den in Wasser liegenden Präparaten 0,3 μ große, bei tiefer Einstellung dunkele Ante, die bei hoher Einstellung nur wenig heller als die Chloroplastensubstanz erschienen. Nach Zusatz von Osmiumsäure wurden die Ante dunkler und man erkannte dann deutlich, daß sie verschieden groß und nicht durchaus rundlich waren, so daß man Ante finden konnte, welche 0,8 μ lang und 0,4 μ breit waren. Setzte man zu dem mit Osmiumsäure gefärbten Präparat verdünntes Chloralhydrat (1+1) hinzu, so verblaßten die Chloroplasten nur wenig, die Ante traten in ihrer unregelmäßigen Form deutlicher und verhältnismäßig stärker lichtbrechend hervor.

Eben abgestorbene, ein Jahr alte, braune Blätter enthielten ungefähr 4 μ große bräunlichgrüne Chloroplasten, in denen verschieden, etwa 0,8 μ große, farblose, verschieden geformte, verhältnismäßig stark lichtbrechende Tröpfchen lagen, die sich durch Osmiumsäure bräunten. Einzelne Tröpfchen waren am Austreten aus den Chloroplasten, andere anscheinend schon aus denselben ausgetreten.

Die Tropfen des Sekretes sind in den abgestorbenen Mesophyllzellen kleiner und viel weniger zahlreich als bei den Angiospermen, dabei nicht auffallend durch den Chloroplastenfarbstoff gefärbt, welcher übrigens auch in Chloralhydrat verhältnismäßig schwer löslich ist.

Die Laubmoose verhalten sich anscheinend ähnlich wie die Farne. Bei Polytrichum commune z. B. fanden sich im April bei Pflanzen, welche sich innerhalb zweier Monate aus Sporen in guten Assimilationsbedingungen entwickelt hatten, in den Chloroplasten des Protonemas und der Blättchen der etwa 0,5 cm langen Sprosse sehr deutlich 1—1,4 μ große, schon bei hoher Einstellung glänzende

Tropfen von Assimilationssekret. In den Randzellen erwachsener hellgrüner Blätter eines 1 Jahr alten 6 cm langen, im Schatten erwachsenen Sprosses lagen in den ungefähr 6,4 μ großen, unregelmäßig geformten Chloroplasten im Mittel etwa 0,7 μ große, verschieden große, unregelmäßig gestaltete, bei tiefer Einstellung dunklere, bei hoher nicht heller werdende Ante, die nach Osmiumsäurezusatz dunkler wurden, nach darauf erfolgendem Zusatz von verdünntem Chloralhydrat in den homogen werdenden Chloroplasten verschwanden.

In den bräunlichen basalen Blättchen 2 Jahre alter 6 cm langer Sprosse waren in den Chloroplasten ein paar verschieden große dunklere Fleckchen zu bemerken, keine Spur von Tröpfchen. Dagegen lagen im Zytoplasma einige bis 0,8 μ große, sich mit Osmiumsäure bräunende Tröpfchen. Nach hierauf erfolgendem Zusatz von verdünntem Chloralhydrat wurde das Bild kaum verändert.

In ganz alten, braunen Blättern von Mastigobryum trilobatum, welches in schwachem Licht gewachsen war, sah ich keine Öltröpfchen in den braunen Chloroplasten, wohl aber im Zytoplasma 1,5 μ große Öltröpfchen.

Es scheint sich bei den Moosen nur dann Assimilationssekret in den Chloroplasten anzusammeln, wenn die Pflanzen in sehr günstigen Assimilationsverhältnissen wachsen. In den sich nicht gelb, sondern bräunlich färbenden Chloroplasten ganz alter Blätter liegt kein Sekret, es scheint in das Zytoplasma ausgestoßen zu werden.

Verhalten des in den Chloroplasten ausgeschiedenen Assimilationssekretes beim Verdunkeln erwachsener Laubblätter.

Schon Holle (1877, S. 114) fand, daß die „Öltröpfchen“ von Strelitzia reginae nach 10tägiger Verdunkelung der Blätter nicht vermindert waren.

Ich untersuchte das Verhalten des Assimilationssekretes von Ilex. Eine Topfpflanze von Ilex aquifolium wurde am 8. 3. in den Dunkelschrank gestellt. Am 4. 5. wurden in den Chloroplasten eines ein Jahr alten Blattes bei Behandlung mit Osmiumsäure und danach Chloralhydrat (1+1 Wasser) deutlich stärker als die Chloroplastensubstanz lichtbrechende, 0,3—0,4 μ große Sekrettröpfchen gefunden. Am 24. 5. wurde dasselbe Blatt nochmals untersucht. In den 5 μ großen Chloroplasten erkannte man die Sekretante schon in den in Wasser liegenden Zellen; mit den vorher angewandten Reagentien erkannte man, daß sie ihre Größe nicht verändert hatten.

Bei Ilex bleibt das Volumen der einmal ausgeschiedenen Sekrettropfen anscheinend monatelang annähernd konstant, wenn kein neu gebildetes Sekret hinzukommt.

Das Vorkommen des Assimilationssekretes im Pflanzenreiche.

Schon Schimper (1885, S. 155) fand, daß „Grana“ (also Ante von Assimilationssekret) bei den Angiospermen und Pteridophyten allgemein vorkommen. Bei den Pteridophyten seien die Prothallien durch sehr deutliche Grana ausgezeichnet. Auch bei den Moosen fand er allgemein Grana, nur die Chloroplasten von Anthoceros

beschreibt er als homogen. Von den Algen sagt Schimper (1885a, S. 156): „Wo bei den Algen eine feinkörnige Struktur überhaupt sichtbar ist, wie zuweilen bei Spirogyra majuscula, wo sie von Schmitz entdeckt wurde, ist sie überaus zart, die Grana sind außerordentlich klein und mit denjenigen keiner höheren Pflanze entfernt vergleichbar. Immerhin zeigt dieses Beispiel, sowie die ganz ähnlichen Strukturverhältnisse, welche durch Reagentien, z. B. Pikrinsäure hervorgerufen werden, daß wir es bei den Algen und bei Anthoceros im wesentlichen mit den gleichen Strukturverhältnissen wie bei den höheren Pflanzen zu tun haben, mit dem einzigen Unterschied, daß bei ihnen die Grana viel kleiner und dichter gedrängt sind. Ganz ähnlich wie die Chloroplasten der grünen Algen verhalten sich die Chloroplasten der Rhodophyzeen und Phaeophyzeen; Schmitz konnte an denselben im lebenden Zustand irgendwelche Zeichen einer feineren Struktur nicht erkennen, und ich habe dieselben durchaus homogen gefunden.“ Die „Öltröpfchen“ der Chromatophoren hat Schimper (1885a, S. 178) in zahlreichen Fällen bei den Phanerogamen nachgewiesen und sagt, daß ihr Vorkommen ein ganz allgemeines sei. Am leichtesten seien sie in persistierenden Blättern zu beobachten, besonders klein seien sie bei den Gräsern und bei Tradescantia-Arten.

Bei den Farnen und Moosen fand er keine Öltröpfchen.

Bei den Algen sind nach Schimper die Öltröpfchen „nur peripher dem Stroma der Chromatophoren aufgesetzt und anscheinend vollständig frei in das Zytoplasma hineinragend“, innerhalb der Chromatophoren kommen sie nicht vor.

Wenn man festhält, daß Öltröpfchen und Grana wesensgleich, daß die Grana nur Öltröpfchen der Autoplasten sind, die erst kurze Zeit assimiliert haben, so kann man aus Schimper's Angaben schon das Wichtigste über die Verbreitung der in den Autoplasten liegenden Ante von Assimilationssekret im Pflanzenreich ableiten.

Auch ich habe bei allen von mir untersuchten Arten der Angiospermen, Gymnospermen, Pteridophyten und Bryophyten mit Ausnahme von Anthoceros laevis und punctatus, Assimilationssekret in lebhaft assimilierenden Chloroplasten gefunden.

Von den Algen habe ich genau nur Vaucheria terrestris angesehen. Die Resultate meiner Untersuchung über diese Alge habe ich (1918b) schon veröffentlicht und will nur folgendes hier aus meiner Mitteilung wiederholen. Die Chloroplasten von Vaucheria sind homogen grün. Sekrettröpfchen treten in ihnen unter keinen Umständen auf. In jungen Spitzen der Schläuche sieht man an den Chloroplasten stets Sekrettröpfchen hängen, so daß man den Eindruck erhält, sie seien aus den Chloroplasten ausgetreten. In älteren Partien der Schläuche findet man neben diesen Tröpfchen mit dem Altern der assimilierenden Schläuche immer zahlreicher werdende frei im Zytoplasma liegende Sekrettropfen, die anscheinend durch Zusammenfließen von Assimilationssekret-Tropfen entstanden sind und vielleicht vergleichbar sind mit dem Mesekret der Angiospermen.

Nach Schmitz's (1882, S. 160) Angaben zu schließen, ist das Verhalten der Sekrettropfen bei den grünen Algen überall ähnlich wie bei Vaucheria.

Phaeophyzeen und Florideen, die noch genau auf das Auftreten von Sekrettropfen untersucht werden müssen, habe ich nicht studiert. Anscheinend ist bei den Phaeophyzeen bisher in den Zellen nichts mit den Assimilationssekret-Tropfen direkt Vergleichbares gesehen worden. Immerhin darf man die Frage stellen, ob in den Fucosanblasen (siehe z. B. Kylin 1918) nicht auch das Aldehyd liege, welches die Ursprungssubstanz der im Assimilationssekret enthaltenen Stoffe zu sein scheint.

Die chemische Zusammensetzung des Assimilationssekretes.

Da die Assimilationssekret-Tröpfchen sehr klein sind, so kann man mit ihnen nur sehr schwierig mikrochemische Reaktionen anstellen, vorzüglich werden die Resultate bei den ersten Entwicklungszuständen der Sekretante unzuverlässig. Ferner stört die Eigenschaft des Sekretes, die Farbstoffe der getöteten Chloroplasten leicht aufzunehmen, die Reaktionen.

Zur Nachweisung des Assimilationssekretes ist dessen Verhalten zu 2 proz. Osmiumsäure und verdünntem Chloralhydrat sehr geeignet. Die Osmiumsäure bräunt das Sekret (Arth. Meyer 1917c, 1918a) und macht es schwerer löslich, so tritt es in den sich verfärbenden Chloroplasten schön hervor, wenn man nach der Einwirkung der Osmiumsäure zu dem Präparat Chloralhydrat, welches mit dem gleichen Volumen Wasser verdünnt ist (Chloralhydratlösung 2+5 1 Vol., verdünnt mit 1 Vol. Wasser), hinzufügt. Auch Eisessig +15% Wasser löst das mit Osmiumsäure behandelte Sekret nur langsam, doch nimmt es in Essigsäure leicht Chloroplastenfarbstoffe auf.

Ferner habe ich noch die folgenden Reaktionen mit den Assimilationssekret-Tröpfchen angestellt:

Wasser: Tröpfchen lösen sich unter Deckglas nicht. Ältere grüne Blätter von Tropaeolum (A. M. 1917c).

Alkohol 95%: Lösen sich unter Deckglas nicht sofort. Älteres grünes Blatt von Tropaeolum (A. M. 1917c), Ilexblatt.

Alkohol 40%: Lösen sich unter Deckglas nicht sofort. Älteres grünes Blatt von Tropaeolum (A. M. 1917c).

Eisessig + 15% Wasser: Lösen sich unter Deckglas nicht sofort. Die Tröpfchen des Sekretes treten bei ganz jungen Blättern noch nicht aus den Chloroplasten aus, wohl aber bei älteren. Sie färben sich erst durch Aufnahme der Chloroplastenfarbstoffe grün, dann werden sie entfärbt. Tropaeolum, Ilex, Funkia.

Eisessig: Lösen sich. Tropaeolum (A. M. 1917c).

Äther: Lösen sich. Älteres grünes Blatt von Tropaeolum (A. M. 1917c).

Ammoniakalische Silberlösung: Manchmal Schwärzung, bei Einschluß unter Deckglas. Astrantia major (A: M. 1917c, S. 674).

Kalilauge 33%: Lösen sich nicht. Altes hellgrünes Blatt von Tropaeolum (A. M. 1918a).

Ammoniakalische Kalilauge: Bleibt isotrop, wenn das Präparat 1 bis 4 Tage unter Deckglas eingeschlossen liegt. Älteres hellgrünes Blatt von Tropaeolum (A. M. 1917c, 1918a).

Erhitzen auf 120 Grad: Verschwindet nach 1 Stunde. Ältere grüne Blätter von Funkia (A. M. 1917c).

Makrochemie des Assimilationssekretes.

In einer kleinen Abhandlung (1917c) habe ich es wahrscheinlich gemacht, daß der von Reinke (1881a) und Reinke und Krätschmar (1883) im Destillat frischer Blätter mit Wasser nachgewiesene, von Curtius und Reinke (1897) und Curtius und Franzen (1912, 1914)

genau untersuchte Aldehyd ein hauptsächlicher Bestandteil des Assimilationssekretes sei. Es ist dieses der α, β-Hexylenaldehyd ($C_6H_{10}O$), $CH_3—CH_2—CH_2—CH=CH—C<^{O}_{H}$. Die Tropfen des Assimilationssekretes bestehen wohl niemals allein aus diesem Aldehyd. Curtius und Franzen wiesen (1914, 1916) in dem Destillat der Hainbuchenblätter, der Blätter der Edelkastanie und der Eiche auch kleine Mengen folgender Körper nach: Ameisen-, Essig-, Hexylensäure und ein oder mehrere Homologe dieser Hexylensäure; Acet-, n-Butyl-, Valer-, β-Hexylen-Aldehyd und mehrere höhere Homologe dieser Aldehyde; Butenol, Pentenol, Hexenol, ein Alkohol $C_9H_{14}O$, ein oder mehrere höhere Alkohole. Sie betonen aber, daß unter den Aldehyden das Hexylenaldehyd in weitaus überwiegender Menge auftritt, und auch die übrigen Körper scheinen nur in verhältnismäßig geringer Menge gewonnen worden zu sein.

Weitere Hand in Hand gehende mikro- und makrochemische Untersuchungen, die unter Berücksichtigung der in dieser Arbeit mitgeteilten Tatsachen vorgenommen werden, dürften völlige Klärung der Frage nach der chemischen Zusammensetzung des Assimilationssekretes und der chemischen Veränderung, die es mit der Zeit in der Zelle erfährt, bringen.

Die biologische Bedeutung des Assimilationssekretes.

Die schon von Nägeli beobachteten Öltröpfchen der Chloroplasten sind von Sachs (1862), ebenso von Briosi (1873) und Lidforss (1892—1893) für Fett gehalten worden. Holle (1877) stellte fest, daß bei der Assimilation des Öltropfen führenden Blattes von Strelitzia das Volumen des Gasgemisches, in welchem die Assimilation stattfand, ungefähr gleich blieb, was nicht stattfinden konnte, wenn bei der Assimilation Fett gebildet worden wäre. Er schloß daraus, daß die Öltropfen, die er noch für Fett hielt, nicht bei der Assimilation entständen. Auch Godlewski (1877) behauptete, daß das Öl kein Assimilationsprodukt sei, und vermutete, daß die Öltropfen keine weitere Verwendung fänden. Ich betrachtete schon 1883 die Öltropfen nicht als Fett, sondern als ein Sekret, einen Abfallstoff des Stoffwechsels der Zelle. Nach Lidforss (1892—1893) waren die Öltropfen Fett, aber zugleich Sekret. Schimper erklärte die Öltröpfchen für ein „Dekratationsprodukt“ der Zelle.

Ich habe also schon 1883 nachzuweisen versucht, daß die Öltröpfchen der Chloroplasten kein Fett seien, doch ist es mir (1917, 1917a, 1917c, 1918a) erst 1917 gelungen, den sicheren Beweis dafür zu erbringen und damit völlig freie Bahn für die Vorstellung zu schaffen, daß die Öltröpfchen ein Sekret der Chloroplasten seien.

Dafür, daß in den Grana und Öltröpfchen ein Sekret vorliegt, spricht deutlich die Erfahrung, daß die Öltröpfchen beim Absterben des Laubblattes von Tropaeolum erhalten bleiben (Arth. Meyer 1917, S. 598). Auch die Erfahrung von Holle, daß die Öltröpfchen von Strelitzia sich nach 8-tägiger Verdunkelung nicht vermindert hatten und meine Beobachtung, daß in den Chloroplasten einjähriger Blätter von Ilex das Assimilationssekret selbst nach 2,5-monatiger

Verdunklung noch erhalten war, sagt aus, daß das Assimilationssekret kein Gebrauchsstoff ist.

Unsere Erfahrung über das Fehlen jeder Spur von Assimilationssekret in gänzlich im Dunkeln erwachsenen Chloroplasten und über das zeitliche Zusammenfallen des Beginnes der Sekretbildung mit dem Beginn der Assimilation, sowie über die Zunahme der Menge des Sekretes mit der Dauer der Assimilation bei den Angiospermen spricht für die Abhängigkeit der Sekretbildung von dem Assimilationsprozeß.

Wie diese Abhängigkeit des näheren beschaffen ist, wissen wir nicht. Wir können vermuten, daß das Sekret ähnlich wie die Kohlehydrate ein direktes Produkt des Assimilationsprozesses ist (Arth. Meyer 1917 a), und können jetzt, in der Annahme, daß bei der Assimilation neben einem Kohlehydrat zuerst α, β-Hexylenaldehyd aufträte (welches dann chemische Veränderung durchmachen müßte) die Formel für den Assimilationsprozeß schreiben:

$$mCO_2 + nH_2O = pC_6H_{12}O_6 + xC_6H_{10}O + (m + y)O_2.$$

Wir haben gesehen, daß sich in den Autoplasten mancher Pflanzen, vorzüglich in denen der Algen, keine Tröpfchen von Assimilationssekret ansammeln. Im Hinblick auf diese Tatsache und unsere Erfahrungen mit dem Mesekret denke ich mir, wie ich (1918a) schon früher mitteilte, daß für das Auftreten des Assimilationssekretes folgende Verhältnisse in Betracht kommen.

Das Assimilationssekret sammelt sich dann in Tropfen in einem Chloroplasten an, wenn durch den Chloroplasten in der Zeiteinheit mehr Sekret erzeugt wird, als durch verschiedene Vorgänge aus den Chloroplasten entfernt wird. Die Vorgänge, welche das Sekret aus den Chloroplasten entfernen, könnten sein: 1. Verlagerung des Sekretes aus den Chloroplasten in das Zytoplasma der Zelle, welche die Chloroplasten führt, oder auch in das Zytoplasma anderer Zellen. Ich vermute dieses auf Grund der Anschauung, daß das Mesekret aus Assimilationssekret entsteht und der Tatsache, daß Mesekret aus einer Zelle in eine andere verlagert werden kann. 2. Wahrscheinlich noch andere bisher unbekannte Vorgänge, welche das Assimilationssekret ganz aus der Pflanze entfernen, wie z. B. Veratmung des Sekretes oder Verdampfung des Sekretes oder Ausgeschiedenwerden des Sekretes in das Wasser. Dafür, daß solche Prozesse in Betracht kommen, spricht das Verschwinden des Sekretes aus alten Schläuchen von Vaucheria.

b) Abfallante des Zytoplasmas.

α) Das Mesekret oder Mesophyllsekret.

Die Öltropfen, welche wir als Mesekret bezeichnen, sind bis in die letzte Zeit für Fett gehalten worden. Ich habe 1918 sicher nachgewiesen, daß sie kein Fett sind und habe damals den Namen Mesophyllsekret, kurz Mesekret, für sie vorgeschlagen. Mit Öltropfen, welche wahrscheinlich alle oder fast alle Mesekret sind, haben sich besonders folgende Arbeiten beschäftigt:

Mer (1876), Arth. Meyer (1885), Ernst Schulz (1888), Monteverde (1889), Radlkofer (1889) Mez (1890), Radlkofer (1890),

Solereder (1890), Zimmermann (189?), Lidforss (1892—93), Rywosch (1897), Stein (1915), Arth. Meyer (1918).

Unter Mesekret verstehe ich Öltropfen, welche sich frei im Zytoplasma der Mesophyllzellen abgelagert finden, sich in viel Alkohol und in Chloroform ganz oder größtenteils lösen, mit Osmiumsäure bräunen, fast ganz oder ganz flüchtig sind, für uns keinen auffallenden Duft und Geschmack haben und in den jungen Blättern noch weniger entwickelt sind als in älteren. Als Beispiel für Mesekret können die Öltropfen der Laubblätter von Ilex aquifolium dienen.

Mesekret ist bei vielen Spezies der Angiospermen und Gymnospermen gefunden worden. In folgender Zusammenstellung sind die bis jetzt bekannt gewordenen Fälle des Vorkommens wahrscheinlich aus Mesekret bestehender Öltropfen im Mesophyll der Laubblätter und einiger Kladodien aufgezählt.

Verzeichnis von Pflanzen, welche auf Mesekrettropfen untersucht worden sind:

Es bedeutet: Me = Mer 1876; M = Arth. Meyer 1885; S = Ernst Schulz 1888; Mo = Monteverde 1889; R = Radlkofer 1889; Mz = Mez 1890: Ra = Radlkofer 1890; So = Solereder 1890; Z = Zimmermann 1892; L = Lidforss 1892—93; AM = neu untersucht von Arth. Meyer. Diese Bezeichnungen sind den Spezies nachgesetzt, welche von den betreffenden Autoren untersucht worden sind. Die Reihen ohne Angabe von Familien sind noch nicht untersucht.

Gymnospermae.

1. Cordaitales.
2. Bennettitales.
3. Cycadales; Cycadaceae: Dioon imbricatum, D. edule, Ceratozamia sp., Cycas sphaerica, C., revoluta, L.
4. Ginkgoales: Ginkgo biloba.
5. Coniferae; Taxaceae: Podocarpus japonicus, Taxus baccata L. Taxus baccata S. Pinaceae: Araucaria imbricata, Sciadopitys verticillata, Juniperus communis, Thujopsis dolabrata L. Araucaria imbricata S. Juniperus communis S. Cryptomeria japonica, Sequoia sempervirens Me.
6. Gnetales; Gnetaceae: Gnetum Gnemon AM.

Angiospermae.

I. Monocotyledoneae.

1. Pandanales; Pandanaceae: Pandanus pygmaeus AM.
2. Helobiae.
3. Triuridales.
4. Glumiflorae; Gramineae: Avena orientalis, Elymus giganteus, Oplismenus auberrillus Z. Die oxalatkristallfreien Spezies der Panizeen, Andropogoneen, Aveneen, Festuzeen, fast alle Agrostideen. Bei Triticumarten finden sich Kristalle und Öltropfen gleichzeitig Mo. Cyperaceae: Carex arenaria, Carex acuta L.
5. Principes.
6. Synanthae.
7. Spathiflorae.
8. Farinosae.
9. Liliiflorae; Liliaceae: Ruscus aculeatus AM.
10. Scitamineae.
11. Microspermae.

II. Dicotyledoneae.

I. Archichlamydeae.

1. Verticillatae; Casuarinaceae: Casuarina stricta AM.
2. Piperales; Piperaceae: Piper longifolium, Artanthe plantaginea. Chloranthaceae: Chloranthus inconspicuus, Ch. brachystachys AM. Ottonia plantaginea Enckea glauca, Peperomia magnoliaefolia L.

Saururaceae: Saururus cernuus L.

3. Salicales.
4. Garryales.
5. Myricales.
6. Balanopsidales.
7. Leitneriales.
8. Juglandales.
9. Batidales.
10. Julianiales.
11. Fagales; Fagaceae: Fagus Cunninghamii AM
12. Urticales.
13. Proteales.
14. Santalales; Santalaceae: Osyris alba AM. Thesium sp. L.
15. Aristolochiales; Aristolochiaceae: Aristolochia tomentosa, A. Clematitis, A. Sipho, Asarum canadense, Asarum europaeum L. Aristolochia brasiliensis, Aristolochia tricaudata AM.
16. Polygonales.
17. Centrospermae.
18. Ranales; Lauraceae: Myristicaceae: Myristica Horsfieldia AM. Magnoliaceae: Illicium religiosum AM.
19. Rhoeadales; Capparidaceae: Capparis horrida AM.
20. Sarraceniales.
21. Rosales; Rosaceae: Spiraea Filipendula, S. Ulmaria, Kerria japonica, Potentilla alba, Fragaria vesca, Fr. elatior, Rubus fruticosus, R. caesius, R. Arrhenii, Rosa canina, R. pimpinellifolia, Agrimonia, Alchemilla, Sanguisorba, Sibbaldia, Fragaria L. Pirus communis, P. Malus, Cydonia vulgaris, Sorbus Aucuparia, Crataegus Monogyna, C. oxyacantha, Raphiolepis, Cotoneaster vulgaris o. tomentosa L. Prunus Cerasus, P. avium, P. Padus L.
    Saxifragaceae: Saxifraga crassifolia, S. stricta, S. multicaulis, S. cotyledon, Ribes L.
    Crassulaceae: Sedum Telephium, Sedum virescens L.
    Hydrostachyaceae: Hydrangea hortensis, Philadelphus coronarius, Deutzia scabra L.
    Pittosporaceae: Pittosporum Tobira, P. undulatum, P. Buchanani, Sollya heterophylla, Citrobatus sp. L.
    Hamamelidaceae: Hamamelis L.
22. Pandanales.
23. Geraniales; Polygalaceae: Polygala Dalmasiana AM.
    Rutaceae: Pilocarpus pinnatifidus AM.
24. Sapindales; Aquifoliaceae: Ilex Paraguayensis, I. aquifolium, I. angustifolius L. Celastraceae: Celastrus scandens, Catha edulis L.
25. Rhamnales; Rhamnaceae: Rhamnus Frangula, Rh. carthartica, Rh. ulmifolia, Corockia sp. L.
26. Malvales.
27. Parietales; Theaceae: Camellia japonica AM. Camellia thea, Eurya japonica AM.
28. Opuntiales.
29. Myrtiflorae; Hippuridaceae: Hippuris, Stein 1915.
    Lythraceae: Cuphea miniata, C. lanceolata, C. cinnabarina, Lythrum tomentosum L. virgatum, Heimia salicifolia, Heimia syphilitica, Nesaea myrtifolia L.
    Combretaceae: Mehrere Spezies. R 1890.
    Myrtaceae: Eugenia Ugni, Punica Granatum, Leucadendron sp. L.
    Melastomataceae: Medinilla, Centradenia isophylla, Sphaerogyne cinnamomum L., 4 Gattungen Stein 1915.
    Oenotheraceae: Oenothera, Epilobium, Chamaenerium, Clarkia, Eucharidium, Godetia, Lopezia. Fuchsia, Gaura, Trapa natans L. Clarkia pulchella M.
30. Umbelliflorae; Umbelliferae: Astrantia major, Eryngium planum.

II. Metachlamydeae.

1. Ericales; Ericaceae: Erica hiemalis, E. pedunculus, E. arborea, Andromeda polifolia, Arbutus Unedo, Gaultheria procumbens L. Kalmia latifolia, Rhododendron ferrugineum, Rh. ponticum, Azalea indica; Vaccinium Vitis idaea, Oxycoccus sp. L.
    Epacridaceae: Epacris ardentissima. L.

2. Primulales: Myrsinaceae: Ardisia crenata, Myrsine africana AM.
3. Plumbaginales.
4. Ebenales; Sapotaceae: Achras Sapota, Sideroxylon inerme R. Ebenaceae: Visnea sp., Diospyros cordifolia L.
5. Contortae; Apocynaceae: Amsonia latifolia, salicifolia, Vinca major M. Amsonia sp., Vinca minor, Apocynum sp., Lochnera rosea, Lactea sp., Nerium Oleander L.
   Asclepiadaceae Asclepias incarnata, syriaca, Cynanchum Vincetoxicum, fuscatum M. Cynanchum cornuti, C. nigrum, Gomphocarpus angustifolius, Hoya Cunninghamii L.
   Gentianaceae: Gentiana cruciata M. Gentiana acaulis, G. macrocephala, G. pannonica, G. cruciata, G. lutea, Erythraea Centaurium L.
6. Tubiflorae; Labiatae: Betonica officinalis, Mentha viridis, M. piperita, Lycopus europaeus, Thymus vulgaris, Origanum vulgare, O. Majorana, Satureia hortensis, Hyssopus, Lavandula, Coleus, Salvia, Rosmarinus, Phlomis Russelium, Scutellaria albida, S. alpina, Prunella sp. L. Acanthaceae: Justicia formosa, Eranthemum rubrovenosum, Ruellia lilacina L.
   Gesneriaceae: Columnea frutescens, Gloxinia grandiflora. Streptocarpus Rhexii L.
   Scrophulariaceae: Disandra prostrata, Rhodochiton volubile, Gratiola officinalis, Veronica crassifolia, longifolia, Andersonia spectabilis. Nemesia, Linaria. L. Selagineae: L. Hebenstreitia tenuifolia L.
   Pedalinaceae: Martynia sp. L.
   Borraginaceae: Alle untersuchten Cordioideae. Mez 1890, R.
7. Plantaginales.
8. Rubiales; Dipsacaceae: Pterocarpus sp., Scabiosa graminifolia, Succisa australis, Cephalaria corniculata, Dipsacus ferox L.
   Valerianaceae: Centranthus sp., Centranthus angustifolius L.
   Rubiaceae: Richardsonia scabra, Asperula odorata M. Cinchona R. Condaminea usw. So. Gaertnera-Arten So. Penthas carnea, Rondeletia speciosa, Coffea arabica, C. Mariniana, Galium purpureum, G. rubioides, G. boreale, Crucianella stylosa. L.
   Caprifoliaceae: Lonicera Periclymenum, Diervilla rosea, D. splendens, Symphoricarpus racemosus, Sambucus nigra, S. Ebulus, Viburnum Tinus, V. pyrifolium, V. dentatum. L.
9. Cucurbitales.
10. Campanulatae; Compositae: Sonchus macrophyllus, S. palustris, Hieracium villosum, Solidago gigantea, Senecio salicetorum M. Carduus crispus, Cirsium setigerum, Lappa tomentosa, Centaurea Cyanus, Xeranthemum annuum, Sonchus paraguayensis, Eupatorium cannabinum, Eupatorium fastigiatum. Petasites nivea, Senecio elegans, S. gonoclada, Ptarmica vulgaris, Artemisia Absinthium, A. vulgaris, Helianthus annuus, Zinnia Darwinii, Cineraria platanifolia, Solidago Virgaurea, S. canadensis, Inula ensifolia, I. salicina L.
    Campanulaceae: Campanula Trachelium, C. latifolia, C. Veidalii, Specularia Speculum, Trachelium caeruleum, Phyteuma spicatum, Platycodon sp., Symphyandra sp., Lobelia fulgens, L. syphilitica, Tupa Ghusbigthii, Siphocamphylos L. Stylideaceae: Stylidium L.
    Goodeniaceae: Goodenia sp. L.

Aus diesem Verzeichnis kann man nicht ersehen, welchen Familien Mesekret ganz fehlt, da manche noch gar nicht, manche nicht hinreichend untersucht worden sind. Mesekrettropfen scheinen am häufigsten bei immergrünen Spezies vorzukommen, und man muß diese Spezies bei der Untersuchung bevorzugen, wenn man sich über Vorkommen des Mesekrets in den Familien des Pflanzenreiches weiter unterrichten will. Es scheint fast so, als ob Dikotylen mit über 2 Jahre lebenden Blättern immer Mesekret führten. Wir sehen jedoch, daß auch zahlreiche sommergrüne Spezies Mesekret führen, wenn auch der Prozentsatz der Mesekret bildenden Spezies unter den sommergrünen Pflanzen relativ klein zu sein scheint. Es scheint dabei fast, als häufte sich das Vorkommen Mesekret erzeugender

Spezies um so mehr, je höher im System die Familien stehen, denen die Spezies zugehören. In keiner Familie der Pteridophyten konnte Lidforss (S. 23) Mesekret konstatieren. Ich habe nur möglichst alte Blätter von Nipholobus Lingua und Asplenium Belangeri mit negativem Erfolg geprüft. Ob alle in dem Verzeichnis aufgezählten Öltropfen Mesekret sind, also z. B. den Öltropfen von Ilex gleichwertig sind, muß selbstverständlich eine eingehende Prüfung ihrer Eigenschaften zeigen. Daß nicht alle im Mesophyll vorkommenden Öltropfen Mesekret sind, lehren uns schon die Fetttröpfchen und sehr instruktiv der noch weiter zu untersuchende Fall von Persea carolinensis. Dort finden sich im Mesophyll Tropfen bis zu 16 μ Durchmesser, welche in Chloralhydrat sofort und schneller als das Assimilitationssekret gelöst werden. Bei Zusatz von Osmiumsäure zum lebenden Schnitt färbt sich eine zwischen farblosen Tröpfchen liegende, mit diesen den großen Tropfen zusammensetzende Flüssigkeit tief schwarz. Die Tropfen verhalten sich also ganz anders als Mesekret.

Im Hinblick auf die biologische Bedeutung des Mesekretes ist zu beachten, daß man es auch in Blättern antrifft, welche Schutzsekretzellen führen (Illicium religiosum, Cinnamomum dulce). Ebenso findet es sich in Blättern mit stark riechende Sekrete erzeugenden Drüsenhaaren (Mentha viridis, Thymus vulgaris).

Mesekrettropfen kommen also vorzüglich den Mesophyllzellen der Laubblätter und Assimilationsachsen zu. Dort finden sie sich bei bifazialem Mesophyll entweder im Palisaden- und Schwammparenchym nahezu gleich stark entwickelt oder im Palisadenparenchym gar nicht oder auch nur schwächer als im Schwammparenchym, aber auch umgekehrt im Palisadengewebe stärker als im Schwammparenchym entwickelt. Sie sind aber auch in allen anderen chlorophyllhaltigen Zellen Mesekret entwickelnder Pflanzen zu finden.

Besonders interessant ist es, daß auch in farblosen Zellen mesekretführender Pflanzen Mesekrettropfen auftreten können. Schon manche farblose Epidermiszellen sind dafür anzuführen. Ferner gehören hierher die farblosen Zellen panachierter Blätter. Lidforss (S. 26) sagt, daß in den nicht grünen Zellen (Sambucus nigra, Evonymus japonica) statt eines Tropfens mehrere Tröpfchen auftreten, „so daß es den Eindruck mache, als seien die farblosen Zellen in der Entwicklung gehemmte Zellen". Ich habe die panachierten Blätter von Eurya japonica untersucht. Die grünen Blattteile enthielten in der Epidermis der Blattoberseite je einen bis 5 μ großen oder ein paar kleinere Tropfen. Die unter der Epidermis liegenden farblosen und die darauf folgenden grünen Palisadenzellen waren völlig frei von Mesekret, während die grünen Zellen des etwa 5schichtigen Schwammparenchyms ungefähr 8 μ große Sekrettropfen enthielten. In der unterseitigen Epidermis fand sich etwas weniger Mesekret als in der oberseitigen. In ganz farblosen Stellen des Blattes führten nur die Epidermen in gleicher Weise wie in den grünen Stellen Sekret, alle Mesophyllzellen waren frei davon.

Weiter fand ich Mesekrettropfen in den farblosen Parenchymzellen der Achsen- und Wurzelrinde des Mesekret in den Blättern führenden Ilex aquifolium.

Was die erste Entstehung der Mesekrettropfen in sich entwickelnden Laubblättern anbetrifft, so sagt Lidforss (S. 25), daß man schon in ganz jungen Blättern mehrere Tröpfchen sähe, welche dann zu großen Tropfen zusammenflössen, den Elaiosferen. Von Sambucus nigra z. B. schreibt er: „Redan i mycket unga blad med isodiametriska celler och knappast skönjbar klorofyllapparat observerar man i hvarje cell—så väl i mesofyll som epidermis—talrika, starkt ljusbrytande små droppar, hvilka gifva alla de för elaiosfererna karakteristika reaktionerna". Lidforss hat selbstverständlich das Zusammenfließen der Tröpfchen nur vermutet, nicht beobachtet, und es spielt dasselbe auch bei Sambucus keine wichtige Rolle. Auch ich kann über die Entwicklung der Öltropfen von Sambucus kein abschließendes Urteil fällen, da ich keine Untersuchung der Entwicklungsgeschichte der Mesekrettropfen eines Blattes ausführte. Bei Camellia japonica fand ich, daß bei Gewächshauspflanzen, welche im Gewächshause unter nicht besonders günstigen Beleuchtungsverhältnissen wuchsen, die jungen Blätter Ende März fast bis zur Größe der ausgewachsenen Blätter heranwachsen konnten, ohne daß Mesekrettropfen auftraten; da wo solche gebildet wurden, erschienen nur ein oder zwei kleine Tröpfchen in jeder Zelle, die Anfänge großer Tropfen sein konnten, und es wurden niemals viele kleine Tröpfchen beobachtet.

Damit ist nicht gesagt, daß niemals ein Zusammenfließen zweier Mesekrettropfen in der Zelle eintritt. Man findet ja häufig, auch da, wo meist ein Tropfen in jeder Zelle liegt, in ausgewachsenen Zellen neben einem großen noch mehrere kleine Mesekrettropfen (z. B. Ilex).

Die einmal gebildeten Tropfen wachsen in den Mesophyllzellen anscheinend weiter, solange die normal wachsende Pflanze weiter lebt. Schon Rywosch bemerkte, daß das Öl bei Larix mit dem Alter der Blätter zunahm, und ich konnte (1918) zeigen, daß in den Palisadenzellen von Taxus der Durchmesser der Mesekrettropfen in 3 Jahren von 3 auf 9,3 μ wuchs, ihr Volumen also von 14,1 μ^3 auf 419 μ^3.

Die Vergleichung der Größe der Tropfen verschieden alter Blätter verschiedener Spezies untereinander hat danach wenig Sinn. Der Vergleich des Durschnitts-Gesamtvolumens der in den Mesophyllzellen einer in normalen Verhältnissen vegetierenden Spezies in kurz vor dem Absterben befindlichen Blättern vorkommenden Mesekrettropfen mit gleichen anderer Spezies würde uns dagegen wertvolle Zahlen für die Mesekretproduktion der verschiedenen Spezies liefern. Sie ist noch nicht ausgeführt. Die größten Mesekrettropfen, welche Lidforss in Blättern „kräftig vegetierender Zweige" von Sambucus nigra beobachtete, waren 18 μ groß; bei Camellia japonica fand ich 21 μ große Tropfen im Schwammparenchym.

Gewöhnlich findet man in den Mesophyllzellen je einen großen oder einen solchen und ein paar kleinere Mesekrettropfen. Bei

Sedum virescens fand Lidforss einen Haufen kleiner Tropfen, welche die Mitte der Zelle einnahmen, und bei „einigen Pitosporumarten“ sah er Ölmassen, welche sich nicht zu Tropfen abgerundet hatten. Es ist noch nachzusehen, ob diese abweichenden Formen wirklich Mesekret sind.

Einmal gebildete Mesekrettropfen werden von der Pflanze niemals wieder in bemerkbarer Weise angegriffen.

Als man das Mesekret noch für Fett hielt, hatte es besonders Bedeutung, nachzusehen, ob die Öltropfen des Mesophylls zu gleicher Zeit mit den im Stamm abgelagerten Fettropfen sich veränderten oder schwänden. Rywosch (1897, S. 196) hat mit Hinblick auf diese Frage die Öltropfen im Februar und im März untersucht und keine Verminderung derselben gefunden.

Monteverde (S. 330) berichtet, daß die Öltropfen der Gramineen bei dauernder Verdunklung unverändert blieben. Lidforss hielt abgeschnittene Zweige, die er in Wasser stellte, von Centradenia sp., Coleus, Weigelia 8 bis 14 Tage im Dunkeln, ohne daß er Verschwinden oder Kleinerwerden der Mesekrettropfen beobachten konnte. Die Erfahrungen, welche ich mit Ilex machte, stimmen mit dem, was Monteverde und Lidforss berichten, überein.

Auch in abgestorbenen, an der Pflanze sitzen bleibenden oder abfallenden Blättern findet man die Mesekrettropfen noch. Lidforss (S. 28) fand sie in abgestorbenen Blättern von Cirsium setigerum, Ptarmica vulgaris, Medinilla sp. usw. und ich (1918) in abgefallenen Blättern von Kalmia latifolia.

Die Verdunklung der Blätter ist von Einfluß auf die Bildung der Mesekrettropfen.

Als ich junge, ausgewachsene Blätter von Camellia japonica je halb mit Staniol bedeckte und dann die ganze Pflanze mit den so armierten Blättern beleuchtete, blieben die verdunkelten Hälften frei von Mesekret, während sich die beleuchteten mehr und mehr mit Mesekret füllten.

Lidforss (1893, S. 27), der Blättchen von Sambucus nigra 8 Tage streckenweise mit Staniol verdunkelte, konnte keinen Unterschied zwischen dem Mesekretgehalt der verdunkelten und unverdunkelten Stellen feststellen. Es hing dies vielleicht mit der Schwierigkeit der Beurteilung geringer Größenveränderung größerer Tropfen zusammen, deren Größe noch dazu in verschiedenen Zellen nicht gleich ist.

Die Lage der Mesekrettropfen im Protoplasten hat schon Monteverde (S. 329) richtig erkannt, welcher sagt, sie lägen im „wandständigen Protoplasma“. Ich habe vertikal orientierte Präparate der Ilexblätter angesehen und konnte in 45 Minuten keine Verlagerung der Tropfen beobachten, die also sicher nicht in der Zellsaftvakuole liegen. Unger (1912, S. 1022) hatte angegeben, die Mesekrettropfen des Kirschlorbeerblattes wären wie die Schutzsekrettropfen der Wurzel von Valeriana officinalis von einem Hüllhäutchen umschlossen. Wir haben die Öltropfen von Prunus laurocerasus und Ilex mit den für die Hüllen der Schutzsekrettropfen

benutzten Methoden untersucht und gefunden, daß ihnen ein Hüllhäutchen fehlt. Die Sekrettropfen sind von Zytoplasma umhüllt und dehnen dieses zu einer in die zentrale Zellsaftvakuole hineinragenden Blase aus.

Wenn man Schnitte durch das zur Lösung der Stärke ein paar Tage verdunkelte Blatt von Ilex oder Camellia japonica sehr kurze Zeit mit 2% Osmiumsäure fixiert, dann mit 95proz. Alkohol und schließlich mit Chloroform auswäscht, so bleibt von jedem Tropfen eine ziemlich dicke Haut übrig, die aber meist schlecht zu erkennen ist, weil sich der Zellsaft stark schwärzt. Behandelt man jedoch die geschwärzten Präparate mit einem Gemisch von 1 Vol. 30proz. Wasserstoffsuperoxyd und 1 Vol. absol. Alkohol, so tritt Entfärbung ein, und man kann mit 30proz. Alkohol nachwaschen. Man sieht nun (Fig. 118), daß jeder Tropfen umhüllt ist von einer Zytoplasmahülle, welche direkt von einer von Chloroplasten freien kleinen Stelle des Zytoplasma-Wandbelages ausgeht.

Fig. 118. Palisadenzelle eines durch Verdunklung entstärkten 2jährigen Blattes von Ilex aquifolium, behandelt mit Osmiumsäure, Alkohol, Chloroform, Wasserstoffsuperoxyd. Es sind die im Zytoplasma liegenden entfärbten Chloroplasten, der vom Zytoplasma umhüllte Kern und die Zytoplasmahülle eines Mesekrettropfens (*M*) zu sehen. Vergrößerung 1100fach.

Das mikrochemische Verhalten der Mesekrettropfen ist noch bei zu wenigen Spezies untersucht, so daß man keine genügend sicheren Angaben über die Reaktionen machen kann, welche für das Mesekret aller Spezies Geltung haben. Ebensowenig kann man die Unterschiede im Verhalten der verschiedenen Spezies genügend betonen.

Einstweilen können wir folgende mikrochemische Charakteristik des Mesekrets aus den ungenügenden Erfahrungen ableiten. Angaben ohne Autornamen gründen sich auf meine eigenen Untersuchungen.

Alkohol, 95proz.: Löst relativ schwer. Mesekrettropfen lösen sich in 10 Minuten bei Behandlung der Schnitte unter Deckglas nicht vollkommen (Ilex, Polygala dalmatiana) oder nicht (Elymus, ZIMMERMANN, S. 206). Beim Einlegen der Schnitte in ein Gläschen mit 95proz. Alkohol lösen sie sich nach 24 Stunden bis etwa auf ein Drittel des Volumens (Vinca) oder völlig (Ilex).

Chloroform: Löst leicht (LIDFORSS, ZIMMERMANN, RADLKOFER); in 16 Stunden lösten sich Tropfen von Vinca fast völlig.

Xylol, Petroleumäther, Schwefelkohlenstoff: Lösen leicht (LIDFORSS).

Äther: Löst (MER, RADLKOFER).

Chloralhydrat (5 + 2 Wasser): Löst unter Deckglas meist in 5—10 Minuten nicht (Ilex, Camellia, Ardisia usw.); löst sofort unter Deckglas in vielen Fällen (Casuarina stricta). Aristolochia tricaudata usw.); LIDFORSS konnte keinen Fall der Löslichkeit feststellen.

Eisessig + 15 % Wasser: Löst bei Einschluß unter Deckglas in 17 Stunden nicht (Ilex usw.)

Eisessig: LIDFORSS sagt, daß durch ihn oft Formveränderungen der Tropfen eintreten, nach längerer Einwirkung Größenabnahme der Tropfen, in keinem Fall vollständige Lösung.

Schwefelsäure + 5 Proz. Wasser: Mit Wachs unter Deckglas eingeschlossen, bleiben die Tropfen auch nach Tagen homogen und ungefärbt und nehmen nur wenig an Größe ab.

Schwefelsäure, wasserfrei: Sie werden mit Wachs unter Deckglas eingeschlossen, nach 16 Stunden unter Braunfärbung bis auf etwa ¼ ihres Volumen gelöst.

Rauchende Salzsäure: Mit Harzkitt unter Deckglas eingeschlossen. Nach 1 Stunde unverändert.

Wasserstoffsuperoxyd, 30proz.: Tropfen des Mesekretes nach 2 Stunden körnig trübe, nach 22 Stunden voller Gasbläschen.

Rauchende Salpetersäure: Mit Harzkitt unter Deckglas eingeschlossen. Nach 17 bis 24 Stunden blasig, oft in der Tropfenmitte ein stark lichtbrechender Tropfen (Ilex, Taxus).

Eau de Javelle: Mit Harzkitt unter Deckglas eingeschlossen. Die Tropfen werden nach Stunden trübe und von Bläschen durchsetzt; nach 24 Stunden sind sie oft in Kugeln mit dickem, stark lichtbrechendem Rand und körniger, schwächer lichtbrechender Mitte verwandelt (Ilex) oder sind von Bläschen durchsetzt (Taxus).

Bei Anwendung von Chloralhydrat, rauchender Salzsäure, rauchender Salpetersäure und Eau de Javelle fließen im Mesophyll oft die Mesekrettropfen mit Assimilationssekret zusammen. Man muß darauf achten, daß man reine Mesekrettropfen zur Untersuchung benutzt und muß, wo es möglich ist, auch Tropfen von Sekret aus farblosen Zellen zum Vergleich herbeiziehen.

Kalilauge, 33proz.: Nach 22 Stunden unverändert, homogen, isotrop, nur hier und da etwas deformiert.

Kalilauge + Ammoniak: Kein Kristallinischwerden der Tropfen (Ilex, Taxus).

Osmiumsäure, 2proz.: Nach 15 Minuten Bräunung.

Ammoniakalische Silberlösung: Unverändert.

Phenylhydrazin: Nach 22 Stunden gelblich, isotrop.

Nilblaulösung: Rotfärbung.

Polarisationsmikroskop: In lebenden Zellen sind die Mesekrettropfen stets isotrop. In manchen Fällen werden die Tropfen nach langem Trockenliegen der Blätter doppelbrechend. MONTEVERDE fand die Tropfen der Gramineenblätter in getrockneten Blättern doppelbrechend, durch Erwärmen mit Wasser auf 50—55 Grad wieder isotrop werdend. SOLEREDER (1890, S. 78) beobachtete doppelbrechende Tropfen im Herbarmaterial von Gaertneraarten. Bei Cinchona- und Exostemmaarten waren aus Tropfen entstandene „kompaktere Massen" doppelbrechend, „halbflüssige" noch einfachbrechend (RADLKOFER 1890, S. 125). Außer bei diesen Rubiazeen sind „unregelmäßig geformte, brockige Massen" erstarrter Öltropfen noch in Herbarmaterial von Sapotazeen (z. B. Achras sapota), Borragineen (z. B. Cordia) und Combretazeen (z. B. Terminalia Boivini) gefunden worden.

Erhitzen: Nach RYWOSCH verdampft das Mesekret von Abies sibirica beim Kochen mit Wasser, das von Taxus baccata nicht. Ich (1918) habe Schnitte des Ilexblattes 1,5 Stunden auf 130 Grad erhitzt und das Präparat dann mit Schwefelsäure + 5 Proz. Wasser behandelt, dann waren von den Öltropfen nur noch geringe starre, unregelmäßige höhlige, bräunliche Reste übrig. Ebenso verhielt sich das Mesekret von Taxus.

Aus diesen mikrochemischen Untersuchungen geht hervor, daß das duft- und geschmacklose Mesekret ein Gemisch von wasserunlöslichen Stoffen ist, die sich beim Verdampfen und gegen Lösungsmittel ungleich verhalten. Alle diese Stoffe reduzieren Osmiumsäure wenig, ammoniakalische Silberlösung gar nicht, so daß unter ihnen keine Aldehyde vorkommen. Unter ihnen sind Stoffe, welche stärker lichtbrechend als Wasser und leicht angreifbar durch rauchende Salpetersäure und Eau de Javelle sind. Phenole sind anscheinend in größerer Menge nicht darunter.

Makrochemische Untersuchungen fehlen. Es ist nicht unmöglich, daß der im Teeöl, d. h. in dem durch Destillation mit Wasserdampf aus älteren Teeblättern, die gerollt und fermentiert waren, gewonnenen ätherischen Öle, enthaltene Alkohol $C_6H_{12}O$, welcher

zwischen 153—154 Grad siedet, aus dem Mesekret der Teeblätter stammt. Es spricht für diese Ansicht die Erfahrung, daß längeres Fermentieren für die Ölausbeute unvorteilhaft ist. (Berichte von Schimmel & Comp., April 1897, S. 43).

Einen Anhalt für die chemische Zusammensetzung könnte man durch vergleichende Untersuchung junger und 3 bis 4jähriger Blätter von Ilex nach dem von Curtius für das Assimilationssekret angewandten Verfahren gewinnen.

Auch wäre es möglich, nach dem von mir in der Mitteilung über die Entwicklung des Mesekretes von Sambucus nigra angegebenem Verfahren, durch Zerreiben größerer Mengen der Blätter mit Wasser und Ausschleudern des Sekretes auf der Zentrifuge genügend reichliches Material zur chemischen Untersuchung zu erlangen.

Über die biologische Bedeutung der Mesekrettropfen ist folgendes zu sagen:

Sicher ist es, daß die Mesekrettropfen keine Gebrauchsante sind, sondern Sekretante. Ihre Sekretnatur wird dadurch bewiesen, daß sie unter keinen Umständen von den Protoplasten aufgelöst werden, wenn sie einmal gebildet sind. Auch in den abgestorbenen Blättern sind die Mesekrettropfen völlig erhalten.

Daß das Mesekret im allgemeinen kein Schutzsekret ist, wird dadurch wahrscheinlich, daß es im Gegensatz zu den Sekreten der Schutzsekretzellen in ganz jungen Organen nicht immer abgelagert wird. Daß es für die Menschen geschmacklos und geruchlos ist, würde selbstverständlich nichts gegen seine Schutzsekretnatur aussagen, denn es könnten Pflanzenschädlinge existieren, denen es unangenehm wäre.

Bei Sambucus dient das Mesekret vielleicht auch ausnahmsweise als Schutzsekret, denn wir konnten dort verhältnismäßig sehr viel Mesekret in Epidermis und Mesophyll ganz junger Blätter finden, die auch noch riechende und schmeckende Stoffe enthalten.

Das Mesekret braucht auch keine ökologische Bedeutung zu besitzen; es kann nur ein Abfallstoff sein, der in den Blättern abgelagert wird, um mit denselben abgeworfen zu werden.

Wie ich nach Fertigstellung der Kapitel über Assimilations- und Mesekrete in Lidforss schwedisch geschriebener Arbeit (S. 29 und 30) fand, hat dieser schon einen Zusammenhang zwischen den Öltropfen der Autoplasten, dem Assimilationsprozeß und den Mesekrettropfen vermutet. Ich nehme an, daß die Mesekrettropfen wesentlich aus Assimilationssekret bereitet werden, welches im gelösten Zustand aus den Chloroplasten in das Zytoplasma aufgenommen und in Tropfenform im Zytoplasma abgelagert wird. Dafür spricht das hauptsächliche Vorkommen des Mesekretes in assimilierenden Zellen. Ferner ist dafür anzuführen, daß im Dunkeln wachsende Blätter von in beleuchteten Blättern Mesekret erzeugenden Pflanzen und verdunkelte Stellen beleuchteter Blätter frei von Mesekret bleiben, und daß das Mesekret mit der Assimilationsdauer an Menge zunimmt.

Erwähnenswert ist es noch, daß diejenigen Blätter, welche in Chloralhydrat schwerlösliches Mesekret enthielten, meist auch schwer-

lösliches Assimilationssekret besaßen und umgekehrt, und daß da, wo der seltene Fall eintritt, daß die Löslichkeit beider Sekrete ungleich ist, das Assimilationssekret leichter durch Chloralhydrat gelöst wird als das Mesekret. Es kann das so gedeutet werden, daß das Assimilationssekret mit der Zeit schwerer löslich werde. Folgende Beispiele mögen das Gesagte belegen:

Assimilationssekret und Mesekret in Chloralhydrat schwer löslich: Ruscus aculeatus, Ardisia crenata, Myrsine africana, Camellia japonica, Pilocarpus pennatifolius, Capparis horrida, Osyris alba.

Assimilationssekret und Mesekret in Chloralhydrat leicht löslich: Casuarina stricta, Polygala dalmasiana, Aristolochia tricaudata.

Assimiliationssekret leichter als Mesekret in Chloralhydrat löslich: Avena alpina, Pandanus pygmaeus, Eurya japonica.

Ich habe auch die Beobachtung gemacht, daß das Assimilationssekret von Astrantia major sich mit ammoniakalischer Silberlösung schwärzte, also anscheinend Aldehyd enthielt, während das Mesekret desselben Blattes ungeschwärzt blieb.

Das wichtigste Argument für oder gegen meine Annahme würde eine vergleichende makrochemische Untersuchung der beiden Sekrete liefern können. Besonders ist auch noch auf die bei Vaucheria vorliegenden Verhältnisse hinzuweisen, die ich in einer kleinen Arbeit (1918a) besprochen habe. Es tritt ja dort das Assimilationssekret wahrscheinlich sofort aus den Chloroplasten aus und sammelt sich im Zytoplasma wahrscheinlich mit anderen Sekretstoffen gemischt in Tropfen an, die den Mesekrettropfen ähnlich sind.

Wenn das Mesekret wesentlich aus Assimilationssekret gebildet wird, so spricht dessen Auftreten in dem Rindenparenchym der Wurzel dafür, daß es in gelöstem Zustand von Zelle zu Zelle wandern und verlagert werden kann. Solche Verlagerung findet wahrscheinlich häufig auch nach den Epidermen hin statt und vielleicht selten auch nach ganz jungen Blättern.

Das Mesekret von Ilex aquifolium.

Alle ausgewachsenen Blätter der im Freien wachsenden Pflanze enthielten zu allen Jahreszeiten Mesekrettropfen in ihren Mesophyll- und Epidermiszellen. Die beistehende Tabelle zeigt, wie sich Zahl und Größe der Tropfen in einem Schnitt durch ein 1-jähriges und ein 3-jähriges Blatt verhielten:

Einjähriges Blatt einer 9-jährigen Pflanze Ende März, oberste Schicht von Palisadenzellen, nebeneinander liegender Zellen. Durchmesser der Tropfen und die aus der Zahl der Durchmesserangaben ersichtliche Anzahl der in einer Zelle liegenden Tropfen:

5,6; 3,6μ—5,0; 3,2; 2,4; 3,6μ—5,0; 3,6μ—4,0; 4,8μ—4,4μ.

Nebeneinander liegende Zellen der obersten Palisadenschicht eines Schnittes eines dreijährigen Blattes derselben Pflanze. 8,4; 9,5; 8,0; 3,6; 4,0; 4,5; 8,8μ. — 9,6; 5,0; 2,4; 4,8μ. — 10,0; 3,6; 4,8; 1,6; 4,0μ. — 9,6μ. — 10,8; 5,5μ.

Desselben Blattes zweite Palisadenzellenschicht.

10,0μ. — 8,8; 2,4; 1,6; 2,8μ. — 13,2μ. — 8,0; 7,8μ.

Man sieht, daß sich nebeneinander liegende Zellen bezüglich des Gesamtvolumens der Tropfen verschieden verhalten können,

und daß die Zahl der in einer Zelle vorkommenden Tropfen wechselnd ist.

Eine Abnahme der Größe der Tropfen läßt sich zu keiner Jahreszeit erkennen. Mit dem Alter der Blätter nimmt die Größe der Tropfen zu. Wie ich (1918, S. 7) angegeben habe, hatten die Tropfen am 27. November in einjährigen Blättern eines Zweiges einen Durchmesser von 2,4 μ, in zweijährigen einen solchen von 8,4 μ, in dreijährigen von 15 μ.

Auch in chlorophyllhaltigen und farblosen Zellen junger und alter, schon mit Periderm bedeckter Rinde der Achse der 9jährigen Pflanze, von denen die Blätter stammten, in denen wir die Größe der Mesekrettropfen feststellten, fanden sich bis 12 μ große Mesekrettropfen. Epidermis, peripheres Kollenchym, Peridrom-, Siebteil- und Markstrahlenparenchym enthielten Mesekret.

In der beistehenden Tabelle sind die Größen der Tropfen, welche sich in einem Schnitt durch eine Region der 4jährigen Achsenrinde unserer 9jährigen Pflanze fanden, verzeichnet.

4jährige Achsenrinde. Epidermis: 7,5 μ—4,0 μ—6,4 μ—4,8 μ—6,0; 4,0; 5,5 μ—7,0 μ—4,8 μ—7,0; 3,0 μ.

Farbloses Kollenchym: 6,0 μ—7,5; 6,5 μ—7,0; 1,6 μ—4,5 bis 6,0 μ—7,2 μ—4,8 μ.

Chlorophyllhaltiges Kollenchym: 2,4 μ—3,0 μ—2,4; 1,5 μ—4,8; 3,6; 2,0 μ—2,4 μ—4,0; 3,6; 1,0 μ—4,8 μ—2,4 μ—4,5; 3,6 μ.

Weiter innen liegendes chlorophyllarmes Peridromparenchym: 6,0—7,2 μ.

Ganz ähnlich wie die Achsenrinde verhielt sich die Wurzelrinde der Pflanze, in welcher sich in allen Parenchymzellen zwischen Phellogen und Kambium Mesekrettropfen fanden.

Als wir das Holz der Pflanze im März untersuchten, kurz nachdem wir die Pflanze aus dem Freien gebracht hatten, waren in den Parenchymzellen des Holzes Tropfen zu finden, welche durchaus das Ansehen von Mesekret hatten.

Sie erwiesen sich aber als Fettropfen und verschwanden nach und nach, als wir die Pflanze 8 Tage im warmen Zimmer stehen ließen, während die Mesekrettropfen erhalten blieben.

Um sicher zu beweisen, daß die Tropfen des Wurzelrindenparenchyms aus Mesekret und nicht aus Fett bestehen, wurden die mikrochemischen Reaktionen des Samenfettes von Ilex, des Mesekretes der Palisadenzellen und des Wurzelparenchyms miteinander verglichen.

Hagen (1916, S. 280) betrachtet die Öltropfen der Schließzellen von Ilex als Fett. Sie wären in ähnlicher Weise wie es hier geschehen, mit Fett und Mesekret mikrochemisch zu vergleichen. Vermutlich bestehen sie auch aus Mesekret.

Selbst bei lange andauernder Verdunklung schien die Größe der Mesekrettropfen nicht abzunehmen.

Eine Ilexpflanze wurde am 8. 3. 18. in den Dunkelschrank gestellt. Am 4. 5. 18. hatte die Pflanze junge Sprosse ausgetrieben, deren Blätter jedoch sehr klein blieben. Es wurde ein 1 Jahr altes Blatt untersucht. Die ungefähr 6,5 μ großen Chloroplasten enthielten durch ihre relativ starke Lichtbrechung auffallende

Reagens	Fett des Samens	Mesekret des Mesophylls	Mesekret des Wurzelparenchyms
Schwefelsäure, konzentrierte:	Nach 3 Minuten Lösung.	13 μ großer Tropfen, nach 10 Min. 14,5 μ (Zufluß von Assimilationssekret), 50 Min. rotbraun, mit schwächer lichtbrechenden Einschlüssen, 16 Std. homogen, dunkelbraun 5 μ groß.	½ Std. homogen, farblos, 17 Std. im größeren Tropfen ein stärker lichtbrechender Tropfen eingeschlossen. Kleine homogen. Alle rotbraun.
Schwefelsäure + 5 Proz. Wasser:	Nach 20 Min., 6 Std., 24 Std. Tropfen unverändert homogen.	Tropfen an Größe abnehmend, aber homogen bleibend.	15 μ großer Tropfen in 24 Std. bis auf 11 μ abnehmend, ungefärbt, homogen.
Salpetersäure, rauchende:	Nach 1—5 Tg. Tropfen unverändert homogen.	3 Std. von Gasbläschen durchsetzt. 24 Std. wenige größere Blasen neben zahlreichen kleinen.	20 Min. oft stark lichtbrechender zentraler Tropfen. 17 Std. dazu blasiger Rand. 5 Tg. durchaus blasig.
Eau de Javelle:	24 Std. Tropfen unverändert. 5 Tg. homogen, nur einzelne Tropfen etwas körnig.	1—4 Tg. Kugeln mit stark lichtbrechender Wand und körnigem, schwach lichtbrechendem Zentrum. Liegen Assimilationssekret und Mesekret isoliert, so ist letzteres gröber inhomogen als ersteres.	Wie vorher, nur nach mehreren Tagen bräunlich.
Osmiumsäure:	Sofortige Bräunung.	In wenigen Minuten Bräunung.	In wenigen Minuten Bräunung.
24 Std. mit Eau de Javelle behandelt, mit 3proz. Essigsäure gewaschen, mit Osmiumsäure versetzt.	Sofortige Bräunung.	Sehr schwache Bräunung nach 4tägiger Vorbehandlung mit Eau de Javelle.	
95proz. Alkohol:	Löst sofort.	Löst sofort bis auf einen kleinen Rest, der in Chloroform lösl. ist.	
Ammoniakalisches Silbernitrat:	Unverändert.		Unverändert.

Eisessig + 15 Proz. Wasser:	Unverändert.		17 Std. unverändert.
Chloralhydrat, 2 : 5:	Schwer löslich, 15 Min. ungelöst	10 Min. noch ungelöst, doch von außen nach innen etwas verändert, so daß anfangs eine stärker lichtbrechende zentrale Masse vorhanden ist. Nach 80 Minuten bis auf einen unveränderlichen Rest gelöst.	
Salzsäure, rauchende:	30 Min. unverändert.		1 Std. unverändert. 17 Std. leichte Trübung.
Erhitzen auf 130 Grad:	Unverändert.	1,5 Std. auf 130 Grad erhitzt und das Präparat dann mit Schwefelsäure + 5 Proz. Wasser behandelt. Es waren keine Tropfen, nur geringe starre, bräunliche Reste vorhanden.	
Kalilauge + Ammon:	48 Std. in doppeltbrechende Sphärite umgewandelt.	Kein Kristallinischwerden.	
Wasserstoffsuperoxyd, 30proz.:	48 Std. Tropfen noch homogen.		2 Std. körnig trübe. 22 Std. gleichmäßig von Gasblasen durchsetzt.
Kalilauge, 33proz.:			2 Std. unverändert. 48 Std. etwas deformiert, sonst unverändert, isotrop.
Phenylhydrazinlösung:		36 Std. isotrop.	
Nilblauhydrochloratlösung:	Rotfärbung.	Rotfärbung.	

Tröpfchen von Assimilationssekret. Nach Behandlung mit Osmiumsäure und Chloralhydrat (1+1 Vol. Wasser) besaßen sie eine Größe von 0,3 – 0,4 μ. In den obersten Palisadenzellen lag je ein Mesekrettropfen von folgenden Dimensionen: Maximum 3,5 μ, Durchschnitt nach 20 Tropfen 2,6 μ, Minimum 1,5 μ.

In einem anderen ein Jahr alten Blatt waren die Größen der Mesekrettropfen: Maximum 3 μ, Durchschnitt 2,2 μ, Minimum 1,5 μ.

Entwicklung des Mesekretes der Laubblätter von Sambucus nigra.

I. In schwacher Beleuchtung an schattiger Stelle erwachsene Blätter.

a) Am 18. April untersucht.

Das ganze Blatt mit noch eingerollten Blättchen 2 cm lang, seitliche Blättchen ungefähr 0,6 cm lang.

Im Zytoplasma mehrere Tröpfchen von 1 bis 3 μ Durchmesser.

b) Am 3. Juni untersucht.

Blatt mit noch eingerollten Blättchen 2,1 cm lang, seitliche Blättchen 0,7 cm lang. Endblättchen 1,5 cm lang. Palisadenzellen durchschnittlich 17 μ lang. In einem Schnitt wurden Zahl und Größe der Tropfen in 10 nebeneinander liegenden Palisadenzellen bestimmt.

Durchmesser in μ	4,0	3,5	3,0	2,3	3,0	2,3,	2,3	3,0	2,3	2,3
	2,0	2,0	2,7	3,0		2,0	2,0	2,7	1,5	1,5
	1,0			2,3		1,5	2,0		2,0	
						1,0	1,7			
Gesamtvolumen in cbμ	36,5	26,0	23,5	25,7		13,5	12,3	16,6	23,5	13,5 7,8

Mittel aus den Volumina 19,9 cbμ.

Ob die Tröpfchen Mesekret oder Fett sind, suchte ich durch folgende Versuche zu entscheiden.

Es wurde durch Zerreiben der jungen Blätter mit etwas Wasser in einer Reibschale und Zentrifugieren des Breies eine etwas größere Menge des Sekretes dargestellt.

Es zeigte sich, daß das gewonnene Sekret mindestens wesentlich aus Mesekret bestand. Es wurden folgende mikrochemische Reaktionen angestellt:

Osmiumsäure 1 Proz.: Bräunt deutlich.

Chloralhydrat (2 + 5) unter Deckglas eingeschlossen: Die meisten Tropfen nach 72 Stunden unverändert.

Rauchende Salpetersäure unter Deckglas eingeschlossen: Tropfen nach 48 Stunden meist höhlig, nur die kleinsten Tropfen bis zu 2 μ homogen.

Eau de Javelle, unter Deckglas eingeschlossen: Schon nach einer Stunde ein großer Tropfen, in der Mitte in einer kugelförmigen Partie kleine Höhlchen. Nach 2 Stunden wird die höhlige Partie größer, auch einzelne kleine Tropfen sind höhlig. Nach 24 Stunden alle größeren Tropfen höhlig, nur kleine homogen.

Erhitzen: 1 Stunde auf 60 Grad, unverändert. 1 Stunde auf 140 Grad, zum größten Teil verdampft, nur ein stark lichtbrechender Rückstand, der in konzentrierter Schwefelsäure zu Tropfen zusammenfließt. 1 Stunde auf 160 Grad: es bleiben geringe braungelbe Reste und sehr kleine Mengen einer helleren, stark lichtbrechenden Substanz, welche noch in konzentrierter Schwefelsäure zu Tropfen zusammenfließt. 2 Stunden 160 Grad: es bleiben nur braune harzartige Reste, die auch in heißer konzentrierter Schwefelsäure nicht zusammenfließen.

c) Am 1. Mai untersucht.

Noch nicht ganz erwachsenes Blatt. Endblättchen 6,5 cm lang, 3,5 cm breit, Seitenblättchen 5,5 cm lang, 2,5 cm breit. Palisadenzellen ungefähr 30 μ lang. Chloroplasten 4 bis 5 μ. In einigen der Palisadenzellen je ein Mesekrettropfen vom mittleren Durchmesser 1,5 μ (Mittel aus 10 Messungen). Vol. = 1,8 cbμ.

d) Am 28. Mai untersucht.

Blatt derselben Pflanze, welche am 1. 5. untersucht worden war. Endblättchen 8 cm lang, 5 cm breit, Seitenblättchen 10 cm lang, 5 cm breit, Palisadenzellen 60 μ. Chloroplasten 6 bis 7 μ. Zwei Drittel der Zellen enthalten Mesekret. Es liegt in einer Zelle entweder ein großer, oder es liegen bis 5 kleinere Tropfen darin. Die durchschnittliche Größe der einzeln liegenden Tropfen beträgt 3,6 μ (Mittel aus 10 Messungen) Vol. = 24,4 cbμ.

II. In freier sonniger Lage wachsende Pflanzen.

a) Am 6. Mai untersucht.

Blatt noch nicht ausgewachsen; Seitenblättchen 4,5 cm lang, 2,0 cm breit. Palisadenzellen 25 bis 30 μ lang. Chloroplasten 4 bis 5 μ. Fast jede Palisadenzelle enthält einen im Durchschnitt 3 μ großen Tropfen. Vol. 14,1 cbμ.

b) Am 28. Mai untersucht.

Ausgewachsenes Blatt derselben Pflanze, von welcher das vorhergehende Blatt stammte. Endblättchen 9 cm lang, 5 cm breit, Seitenblättchen 7 cm lang, 3,5 cm breit. Palisadenzellen 55 μ lang. Fast alle Zellen enthalten Mesekret. Entweder liegt ein einzelner Tropfen in einer Zelle, oder es liegt ein großer Tropfen neben zahlreichen kleinen Tropfen, die dem großen Tropfen sehr genähert liegen, in einer Zelle. Die einzeln in einer Zelle liegenden Tropfen haben die Durchschnittsgröße (10 Messungen) von 6,3 μ, Volumen 131,5 μ^3.

Aus den mitgeteilten Resultaten scheint mir zuerst hervorzugehen, daß die in heller Beleuchtung befindlichen Blätter größere Mengen von Mesekret produzieren als die, welche im Schatten wachsen.

Ferner scheinen in dem Mesophyll ganz junger Blätter verhältnismäßig große Mengen von Mesekret abgelagert zu werden, welche wohl nicht von den jungen Chloroplasten allein produziert worden sind, sondern aus anderen Zellen in sie verlagert sein werden. In den heranwachsenden Blättern scheint dann zuerst die Menge des Sekretes gegenüber dem Volumen des Mesophylls und auch absolut in den Einzelzellen ganz erheblich abzunehmen, um ferner erst gleichmäßig mit der Größe der Assimilationsleistung anzuwachsen.

Entwicklung und Abhängigkeit der Bildung des Mesekretes von der Beleuchtung in Laubblättern von Camellia japonica.

Zu den Untersuchungen wurde eine Topfpflanze benutzt, welche am 25. März die jungen Laubblätter trieb, welche zur Untersuchung verwendet wurden.

Am 27. März. Blattspreite von 57 mm Länge und 32 mm Breite. Oberste Palisadenzellen 34 : 14 μ. Chloroplasten 3—4 μ.

In einzelnen Palisadenzellen im Zytoplasma 1—2 Öltröpfchen von 0,7 μ Durchmesser. Seltener solche Öltröpfchen im Schwammparenchym.

Am 12. April. Ein Blatt a) wurde vollkommen frei von Mesekret gefunden. Seine untere Hälfte wurde mit Stanniol bedeckt.

Am 2. Mai. Verdunkelte Hälfte:
Sekretfrei.
Beleuchtete Hälfte:
Palisadenzellen sekretfrei.
Schwammparenchymzellen vereinzelt 1,5—2,5 μ große Mesekrettropfen.

Am 12. April. Ein Blatt b) war frei von Mesekret. Seine obere Hälfte wurde mit Stanniol bedeckt.

Am 2. Mai. Verdunkelte Hälfte sekretfrei.
Beleuchtete Hälfte sekretfrei.
Mesophyll völlig sekretfrei.

Nachdem die Pflanze bis 1. Juni beleuchtet worden war, wurde sie zur Entfernung der Stärke bis 6. Juni verdunkelt und dann auf Mesekret untersucht.

Am 6. Juni. Verdunkelte Hälfte des Blattes a) sekretfrei.
Beleuchtete Hälfte:
Obere Palisadenzellen-Schicht: sekretfrei.
Zweite Palisadenzellen-Schicht: Einzelne Zellen enthielten je einen 3 μ großen Mesekrettropfen.
Schwammparenchym: in ungefähr ein Fünftel aller Zellen je ein Tropfen von 4,6 μ.

Am 6. Juni. Blatt b).
Verdunkelte Hälfte sekretfrei.
Beleuchtete Hälfte:
Obere Palisadenschicht: nur in sehr wenigen Zellen ein Tropfen von 1,5 μ (Durchschnitt aus 10 Messungen).
Zweite Palisadenschicht: In einem Viertel aller Zellen je ein Tropfen von 3,8 μ Durchmesser.
Schwammparenchym: In vielen Zellen je ein Tropfen von 4,8 μ.

Die Pflanze war weiter vom 6.—14. Juni im Dunkelschrank verblieben, dann wurden die beiden Blätter nochmals untersucht. Es wurden von jedem Blatt zwei Schnitte hergestellt und in jedem Schnitt die Mesekrettropfen von 10 mesekrethaltigen Zellen gemessen. Aus den 20 Messungen wurde das Mittel genommen.

Die Untersuchung ergab:

Verdunkelte Blatthälfte:
Blatt a): Mesekret im Mesophyll völlig fehlend.
Blatt b): Mesophyll ohne Mesekret.
Unverdunkelte Blatthälfte:

Blatt a):
Oberste Palisadenschicht: Sehr selten einmal ein Mesekrettröpfchen von 1,5 bis 2 μ Durchmesser in einer Zelle.
Zweite Palisadenschicht: In einem Teil der Zellen je ein Sekrettropfen. Größe desselben: Minimum 2,3 μ, Mittel 3,1 μ, Maximum 4,2 μ (Volumen im Mittel 15,5 cbμ).
Schwammparenchym: In zahlreichen Zellen je ein Mesekrettropfen. Größe der Tropfen: Minimum 2,3 μ, Mittel 4,3 μ, Maximum 5,0 μ (mittleres Volumen 40,5 cbμ).

Blatt b):
Oberste Palisadenschicht: In mehreren Zellen je ein Mesekrettropfen. Größe: Minimum 1 μ, Mittel 1,8 μ, Maximum 2,6 μ. (Mittleres Volumen 2,9 cbμ.)
Zweite Palisadenschicht: In einem Teil der Zellen je ein Mesekrettropfen. Minimum 2,7 μ, Mittel 3,4 μ, Maximum 4,2 μ. (Mittleres Volumen 18,0 cbμ.)
Schwammparenchym: In zahlreichen Zellen je ein Mesekrettropfen. Minimum 3,9 μ, Mittel 4,8 μ, Maximum 6,1 μ. (Mittleres Volumen 55,5 cbμ.)

Die Pflanze wurde wieder beleuchtet und assimilierte weiter vom 15. Juni.

Hierauf wurden dieselben Messungen vorgenommen wie am 14. Juni.

Die Untersuchung ergab jetzt:

Verdunkelte Blatthälfte:
Blatt a) } Mesekret fehlt im Mesophyll vollständig. (Es wurden je 5 Schnitte aus
Blatt b) } verschiedenen Stellen der Blattspreite untersucht.)
Unverdunkelte Blatthälfte: Es wurden je 3—4 Schnitte aus verschiedenen Teilen der Spreite untersucht.

Blatt a):
Oberste Palisadenschicht: In einigen Zellen je ein Mesekrettropfen. Größe: Minimum 1,9 μ, Mittel (20) 2,5 μ, Max. 3,0 μ. (Mittleres Volumen 8,9 cbμ.)

Zweite Palisadenschicht: In manchen Zellen je ein Mesekrettropfen. Größe: Min. 2,3 μ, Mittel (20) 3,7 μ, Max. 5,0 μ. (Mittleres Volumen 26,5 cbμ.)
Schwammparenchym: In vielen Zellen je ein Mesekrettropfen. Größe: Min. 3,5 μ, Mittel (20) 4,6 μ, Max. 6,1 μ. (Mittleres Volumen 50,9 cbμ.)

Blatt b):

Oberste Palisadenschicht: In einigen Zellen je ein Mesekrettropfen. Größe: Min. 1,7 μ, Mittel (20) 1,9 μ, Max. 2,3 μ. (Mittleres Volumen 3,6 cbμ.)
Zweite Palisadenschicht: In einem Teil der Zellen je ein Mesekrettropfen. Größe: Min. 2,7 μ, Mittel (20) 3,8 μ, Max. 4,3 μ. (Mittleres Volumen 28,7 cbμ.)
Schwammparenchym: In vielen Zellen je ein Mesekrettropfen. Größe: Min. 3,1 μ, Mittel (20) 4, 9 μ, Max. 6,5 μ. (Mittleres Volumen 61,6 cbμ.)

Am 18. Juni wurden zuletzt noch zwei vorjährige, etwa 15 Monate alte Blätter auf Mesekret untersucht. Die mittlere Größe wurde nach Messungen an 10 einzeln in der Zelle liegenden Tropfen berechnet. Die Untersuchung ergab:

Erstes Blatt:

In allen Zellen meist ein Tropfen, sehr selten zwei Tropfen.
Oberste Palisadenschicht: Minimum 5,4 μ, Mittel 7 μ, Maximum 7,7 μ.
Zweite Palisadenschicht: Minimum 6,2 μ, Mittel 8,6 μ, Maximum 10,0 μ.
Schwammparenchym: Minimum 7,7 μ, Mittel 10,0 μ, Maximum 12,7 μ. (Volumen 523,4 cbμ.)

Zweites Blatt: In allen Zellen meist ein Tropfen, sehr selten zwei.
Oberste Palisadenschicht: Minimum 4,6 μ, Mittel 5,4 μ, Maximum 7,0 μ.
Zweite Palisadenschicht: Minimum 3,9 μ, Mittel 6,2 μ, Maximum 8,6 μ.
Schwammparenchym: Minimum 4,6 μ, Mittel 6,2 μ, Maximum 8,1 μ.

Das Resultat der Untersuchung können wir kurz folgendermaßen zusammenfassen: Ganz junge, unausgewachsene Blätter von Camellia enthielten in vereinzelten Mesophyllzellen kleine Öltröpfchen, die bei weiterem Wachstum der Blätter zuerst zu verschwinden schienen. Dann aber trat in einzelnen Mesophyllzellen je ein Mesekrettropfen auf, der in den assimilierenden Zellen mehr und mehr heranwuchs. In dauernd verdunkelten Hälften der im Licht Mesekret erzeugenden Blätter trat keine Bildung von Mesekrettropfen ein.

β) Schutzsekretante der Sekretzellen der Angiospermen.

Unter Schutzsekretanten der Angiospermen wollen wir alle in Wasser unlöslichen Sekretante zusammenfassen, welche in dem Zytoplasma von verkorkten Sekretzellen, abgekapselt durch eine Hüllmembran, liegen. Die allermeisten dieser Sekrete haben für den Menschen einen scharfen Geschmack oder starken Geruch oder wirken abführend usw. und sind wahrscheinlich meist gegen das Gefressenwerden der Pflanzenteile wirksam oder wirksam gewesen. Stahl (1888, S. 45) hat Versuche mit Blättern von Acorus Calamus und Schnecken angestellt, die positiv ausfielen.

Angegeben wird das Vorkommen von Sekretzellen für folgende Familien:

Monocotyledoneae.

Gramineae (Höhnel 1884). Araceae, Acoreae (Zacharias 1879; Berthold 1886). Zingiberaceae (Zacharias).

Dicotyledoneae.

Piperaceae (Berthold). Saururaceae (Engler 1912; Sol.[1]). Chloranthaceae (Sol. 1899 und 1908, Blenk 1884). Myricaceae, nur M. asplenifolia (Sol.) Moraceae

[1]) Sol. = Solereder (1899 u. 1908).

(Sol.). Olacineae, nur Opilia (Sol.). Aristolochiaceae (Berthold, Zacharias, Sol.). Magnoliaceae (Blenk, Berthold, Zacharias, Sol.). Calycanthaceae (Blenk, Sol.). Lactoridaceae (Sol.). Anonaceae (Blenk, Sol.). Myristicaceae (Blenk, Sol.). Gomortegaceae (Sol.). Monimiaceae (Sol.). Lauraceae (Berthold, Zacharias). Hernandiaceae (Bokorny, Sol.). Myrothamnaceae (Sol.). Trochodendraceae (Sol. 1899, S. 37: Harz und Kautschuk). Menispermaceae (Sol.) Harz oder Gerbstoff). Connaraceae (Sol.). Papilionaceae; Galegeae, Hedysareae (Sol.). Caesalpinieae (Sol. Inhalt verschieden). Mimoseae (Sol. Inhalt verschieden). Geraniaceae (Sol.). Rutaceae[1]) (Sol.). Simarubaceae (Sol. Harz). Meliaceae (Blenk, Sol.) Euphorbiaceae, Crotoneae, Ricinus (Zacharias, Sol.). Hippocastanaceae (Sol.). Sapindaceae (Sol.). Tiliaceae (Sol. Gummiharz.) Mangroviaceae, Ternstroemiaceae (Blenk). Elatineae (Sol.). Buxaceae (Blenk, Sol.). Canellaceae, Winteranaceae (Blenk, Zacharias, Berthold). Lecythidaceae, nur Napoleonea (Sol.). Cornaceae, nur Nyssa (Sol.). Myrsinaceae, nur Maesa (Sol.) Primulaceae (Sol.) Apocynaceae (Sol., Milchsaftähnliches). Asclepiadaceae, nur Solenostemma (Sol.) Convolvulaceae (Sol., Zacharias). Verbenaceae, nur Symphorema und Congea (Sol.). Rubiaceae (Sol.). Valerianaceae (Zacharias. Stylidiaceae, nur Torsteria (Sol.) Compositae (Sol. Harz oder Milchsaftähnliches).

Die meisten dieser Sekretzellen enthalten einen Öltropfen, gehören also zu den Schutzsekretante enthaltenden, auch die „Harze“ führenden sind hierher zu rechnen. Der Inhalt der Sekretzellen einzelner Familien ist noch näher zu untersuchen. Es ist vorzüglich festzustellen, ob ihr Inhalt zu den Zellsaftanten, einschließlich der Milchsaftante, zu rechnen ist.

Eine Verkorkung der Membran der Sekretzellen ist für folgende Familien angegeben worden.

Zacharias (1879): Arazeen (Acorus) S. 618, Zingiberazeen S. 621, Piperazeen S. 624, Krotoneen S. 625, Laurazeen, Magnoliazeen S. 626, Kanellazeen S. 627, Aristolochiazeen S. 634, Konvolvulazeen S. 636. Der Nachweis wurde durch Schwefelsäure, Chlorzinkjod, Schultze's Gemisch, Kalilauge geführt.

Höhnel (1884).: Gramineen (Andropogon), Cyperus (C. rotundus). Der Nachweis wird einwandfrei sein.

Solereder (1899): Chloranthazeen S. 783, Myristikazeen S. 785.

Solereder (1908): Asklepiadazeen S. 218, Labiaten (Pogostemon) S. 256, Art des Nachweises nicht angegeben.

Die sorgfältigste Untersuchung der Zellmembran der Schutzsekretzellen hat Zacharias (1879) ausgeführt. Er wies in der Membran eine Suberinlamelle, der innen eine Kohlehydratlamelle aufgelagert war, überall nach.

Eine Hüllmembran, durch welche der Sekrettropfen abgekapselt erscheint, ist bei folgenden Pflanzen gefunden worden:

Berthold (1886, S. 26) fand sie bei Laurus nobilis, Liriodendron, Magnolia, Acorus Calamus, Asarum europaeum, Peperomia magnoliaefolia, Aristolochia Clematitis, Canella alba. Unger (1912, S. 1021) wies sie bei Valeriana officinalis nach, und mein Assistent Dr. Kiehn konnte sie bei Alpinia officinarum, Curcuma longa, Chloranthus inconspicus, Illicium religiosum, Cinnamomum-Arten auffinden.

Die Hüllmembran ist zuerst von Berthold (1886, S. 25) beschrieben worden. Er sagte: „Diese Zellulosehülle ist zwar äußerst zart und in ihrem ganzen Umfang nur selten gut nachweisbar, immer aber ist die basale Partie, mit der sie einer Seitenwand ansitzt, von Anfang an vorhanden und in Form eines Näpfchens mit kutikularisierter Membran gut zu erkennen, sobald man das

[1]) Correa alba enthält zwar Sekrettropfen in Parenchymzellen, Schutzsekretzellen in unserem Sinn kommen nicht vor.

Öl hinweggelöst hat". Über die Entstehung der Hülle hat er sich bei Peperomia orientiert. Die jüngsten Drüsenzellen von Peperomia magnoliaefolia enthalten einen farblosen, maschigen Protoplasmakörper, der Kern ist im Innern suspendiert, aber meist der Wand etwas genähert und durch eine dickere Plasmabrücke an dieser Stelle mit ihr in Verbindung. In dieser tritt der Öltropfen auf, innerhalb einer Ausstülpung der Membran, so daß er sofort an einem kleinen Stiel hängt. Nach Haberlandt (1909, S. 477) hat Rudolf Müller die Entstehung der Hüllmembran der Sekrettropfen bei Aristolochia brasiliensis untersucht. „Es hat sich dabei das überraschende Resultat ergeben, daß das Näpfchen mit der Blasenwand nicht als lokale Wandverdickung angelegt wird, wie Berthold meint. Der Vorgang ist vielmehr im wesentlichen der, daß nach Verschmelzung der im Zytoplasma auftretenden kleinen Ölvakuolen die so entstandene große Vakuole sich mit einem konischen Fortsatz der Zellwand anlegt. Die plasmatische Vakuolenwand wandelt sich dann, indem sie mit der Zellwand verschmilzt, in die Wand des Näpfchens und der Blase um."

Mir scheint vorläufig die Angabe von Berthold glaubhafter zu sein, denn das Stielchen ist mit Sekret gefüllt und eine von vorn herein hohlkugelförmige geschlossene Hülle müßte ein Loch bekommen, an dessen Ränder sich die Ränder des Stielbecherchens ansetzen könnten.

Es wäre nötig, den Prozeß der Einkapselung noch genauer zu untersuchen. Keinesfalls kann es sich, wie Haberlandt annimmt, um eine Umwandlung von Zytoplasma in eine ergastische Membran handeln. Bei der Untersuchung wären folgende Punkte besonders ins Auge zu fassen. 1. Umgibt der Protoplast den Sekrettropfen noch während dessen Wachstum, oder nach Aufhören des Wachstums des Sekrettropfens mit der Hüllmembran? 2. Legt sich der Sekrettropfen zuerst mit einem spitzen Fortsatz an die Membran der Zelle an und umgibt er sich dann mit einer Hüllmembran, die sich zugleich an der ausgezogenen Spitze mit der Membran verbindet?

Über die Natur der Hüllmembran sagt schon Berthold, dessen Urteil sich aber anscheinend nur auf die Resultate der Schwefelsäurereaktion stützt, sie sei „eine Zellulosehülle" und das hohle Stielchen sei kutikularisiert. Ich habe meinen Assistenten, Herrn Dr. Kiehn einige Reaktionen mit der Hüllmembran anstellen lassen, welche die folgenden Resultate ergaben.

Die Hüllmembran des Schutzsekretes von Asarum europaeum (Rhizom):

Jodjodkalium: Beim Auswaschen des Präparates mit Wasser bleibt die Hüllmembran länger gelb gefärbt als die Kohlehydratlamellen der Parenchymzellen.

Kongorot: Nach dem Auswaschen mit Wasser tritt das Häutchen sehr deutlich gefärbt hervor.

Safranin, Methylviolett: färben.

Rutheniumrot: Färbt kaum.

Chlorzinkjod: Das gelbbraun gefärbte Häutchen tritt sehr gut hervor.

Ammoniak, 10proz.: Es tritt starke Quellung des Häutchens ein.

Kalilauge, 2proz.: Löst das Häutchen in 1—2 Minuten.
Trypsin: Das Häutchen bleibt unverändert, wenn das Präparat mit dem Reagens unter Deckglas eingeschlossen 24 Stunden bei 20 oder 40 Grad liegen gelassen wird.
Die Hüllmembran der Schutzsekretante von Valeriana officinalis (Wurzelspitze): Kongorot, Kalilauge, Chlorzinkjod wie bei Asarum.
Eau de Javelle: Nach 30 Minuten war das Häutchen noch unverändert.

Einen sicheren Schluß über die chemische Natur der Membran kann man selbstverständlich aus diesen Reaktionen der Hüllmembran nicht ziehen. Es scheint so, als bestände sie nicht aus Eiweißstoffen.

Zwischen Zellmembran und Hüllmembran des Sekrettropfens liegt der Protoplast. Bei den Interkutiszellen von Valeriana und den schutzsekretführenden Parenchymzellen dieser Pflanze, die beide nicht zu den typischen Schutzsekretzellen der Angiospermen gehören, läßt sich das leicht sehen, wie unsere Fig. 119 zeigt.

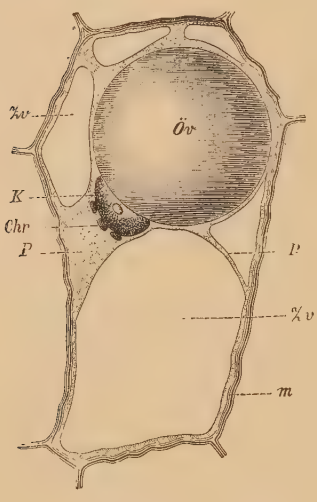


Fig. 119. Interkutiszelle der jungen Wurzel von Valeriana officinalis. *Zv* Zellsaftvakuole. *P* Zytoplasma, *m* Membran, *K* Kern, *Chr* Chromatophor, *Öv* Öltropfen.

Berthold sagt über das Verhalten der typischen Schutzsekretzellen (S. 26): „In den Zellen, welche fast vollständig mit Öl erfüllt sind, ist der Plasmakörper stark reduziert und körnig geworden, meist aber desorganisiert.“ Zacharias (1879, S. 621) berichtet über die Entwicklung der Ölzellen von Calamus: „Das Öl wird in der jungen Zelle zuerst als kleines Tröpfchen im Protoplasma nahe dem Nukleus sichtbar. Das Tröpfchen nimmt darauf allmählich an Größe zu und drängt das Protoplasma samt Nukleus an die Zellwand. Im ausgewachsenen Zustande sind Nukleus und Protoplasma nicht mehr wahrzunehmen —.“ Für Peperomia incana teilt er mit: „Der Öltropfen füllt selbst im erwachsenen Blatt den Behälter nicht aus, sondern schwebt im Zentrum desselben, umgeben von einem sehr zarten Maschenwerk hyalinen Protoplasmas. — Ein Zellkern konnte in diesem Stadium nicht mehr nachgewiesen werden.“ Von jungen Ölzellen schreibt er: „Ihr Inhalt bestand aus äußerst fein gekammertem Protoplasma, dessen sehr dünne körnerfreie Kammerwände kleine Vakuolen umgaben (die Kammern vergrößerten sich später, gleichen Schritt haltend mit der Vergrößerung der Ölzelle). Im Zentrum der Zelle befand sich der Kern, von ihm nur durch wenig Protoplasma getrennt, ein kleiner Öltropfen.“

Wir haben die Schutzsekretzellen ausgewachsener Blätter von Laurus nobilis untersucht, um festzustellen, ob auch in fertigen Sekretzellen der Kern erhalten sei oder nicht. Zu dem Zweck wurden Blattstückchen 8 Tage in mittlerer Flemming'scher Lösung fixiert und in Paraffin eingebettet, in Schnitte von 10 μ Dicke zer-

legt und diese mit Eisenhämatoxylin gefärbt, differenziert und mit Kongorot nachgefärbt. Dadurch wurde der Protoplast schwarz, die Membran rot gefärbt. Andere Schnitte wurden einen Tag unter Deckglas mit Chlorzinkjod eingeschlossen. Wir konnten meist gut die zarte Hüllmembran sehen, aber einen gut erhaltenen Kern konnten wir in den spärlichen Protoplasten-Resten nirgends erkennen.

Die Sekretante liegen meist als große, homogene, stark lichtbrechende, von der Hüllmembran umschlossene Einzeltropfen in der fertigen Sekretzelle, welche sie zuletzt fast ganz erfüllen und bestehen meist aus Gemischen flüchtiger Substanzen. Doch kommen auch in einigen wenigen Fällen Sekretante vor, welche Emulsionen wasserunlöslicher in Wasser suspendierter Tröpfchen sind, also sich den Milchsäften nähern.

Die Sekrettropfen sind durch die Zellmembran mit der Suberinlamelle und der Hüllmembran, wie es scheint, sehr gut gegen das Verdampfen geschützt, die Sekretstoffe werden aber doch bei längerem Kochen mit Wasser aus der Membran herausgelassen.

Über die Chemie vieler Sekretante der Schutzsekretzellen sind wir verhältnismäßig gut durch die Technik unterrichtet, welche „ätherische Öle“ aus einer Anzahl Sekretzellen führender Pflanzen herstellte und diese Produkte makrochemisch untersuchte. Aber wir müssen festhalten, daß die ätherischen Öle aus verschiedenen Gründen in ihrer Zusammensetzung von dem Inhalt der Sekretzellen verschieden sind. Zuerst sind häufig die bei der Destillation in das Destillationswasser übergehenden Stoffe nicht berücksichtigt. Z. B. sagt Gildemeister (Gildemeister und Hoffmann 1910, S. 516): „Unter Umständen sind die Mengen (der flüchtigen Säuren) nicht unerheblich, wie z. B. aus einer Destillation von Bärenklausamen hervorgeht, wobei aus 40 kg Samen 120 g Öl und aus dem Destillationswasser über 30 g Essigsäure gewonnen wurden (nach Zincke, Liebig's Annalen 152, 1869, 21).“ Ferner werden auch nicht selten aus anderen Zellen stammende flüchtige Stoffe in ätherischen Ölen auftreten, z. B. solche aus Mesekret und Assimilationssekret, Spaltungsprodukte von Glykosiden, Fettsäuren aus Samenfetten usw. Dann sind nicht alle Inhaltsstoffe der Sekretbehälter mit Wasserdämpfen flüchtig. Zuletzt treten bei der Destillation mit Wasserdampf auch Spaltungen der Sekretstoffe ein.

Bemerkt muß noch werden, daß, nach den Erfahrungen an den ätherischen Ölen überhaupt zu urteilen, die Zusammensetzung des Sekretes einer Sekretzelle im Laufe der Entwicklung der letzteren nicht gleich bleiben wird, sich mehr oder weniger ändern wird.

Auch ist besonders darauf aufmerksam zu machen, daß das Sekret in den Sekretzellen der verschiedenen Organe einer Pflanze meist nicht völlig gleich zusammengesetzt zu sein scheint (Blätter, Achsen- und Wurzelrinde von Cinnamomum zeylanicum).

In den ätherischen Ölen, die aus Pflanzenteilen gewonnen wurden, welche Schutzsekrete enthalten, sind bisher Individuen (die wichtigsten sind angeführt) aus folgenden chemischen Gruppen gefunden worden:

Aliphatische Aldehyde. Nur Acetaldehyd etwas häufiger.
Zyklische Aldehyde. Cuminaldehyd. Zimtaldehyd. o-Metoxyzimtaldehyd.
Aliphatische Alkohole, ungesättigte. Linalol. Geraniol. Nerol. Zitronellol.
Zyklische Alkohole. Benzylalkohol. Phenyläthylalkohol. Phenylpropylalkohol. Zimtalkohol.
Alizyklische Alkohole. α-Terpineol. Terpineol-4. Borneol.
Bizyklische Sesquiterpenalkohole. Santalol.
Trizyklische Sesquiterpenalkohole. Kubebenkampher.
Aliphatische Ketone. Methyl-n-amylketon.
Azyklische (hydroaromatische) Ketone. d-Kampher.
Phenole und Phenoläther. Chavicol. P-Hydrochinonäthyläther. Betelphenol. Eugenol. Metyleugenol. Methylisoeugenol. Safrol. Asaron. Myristicin.

Aliphatische Säuren kommen wohl nicht in den Schutzsekreten vor, sind wohl nur durch Zersetzung von Estern und Fetten bei der Destillation in die ätherischen Öle hineingelangt.

Aromatische Säuren. Benzoesäure. Zimtsäure.

Ester. Methylcinnamat. Methylsalicylat. Äthylcinnamat. Linalylazetat. Geranylazetat. Terpinylazetat. Bornylformiat. Bornylazetat.

Aliphatische Oxyde. Cineol.

In absolutem Alkohol sind alle ätherischen Öle und wohl auch fast alle Schutzsekretstoffe ganz oder fast restlos löslich.

Während der Brechungsindex der fetten Öle zwischen 1,42 und 1,49 liegt, liegt er bei den ätherischen Ölen zwischen 1,43 bis 1,61. Wir können also erwarten, daß die Schutzsekrete oft stärker lichtbrechend sind als fettes Öl.

In der vorher gegebenen Zusammenstellung über die in den ätherischen Ölen vorkommenden Substanzen ist das Wichtigste über die Makrochemie der Schutzsekrete enthalten, doch sollen einige möglichst verschiedenartige Beispiele noch das Bild der Makrochemie der Schutzsekrete vervollständigen.

Schutzsekret des Laubblattes von Laurus nobilis.

Das Mesophyll des Laubblattes besteht aus einer Schicht von 2 Lagen von Palisadenzellen und einer ungefähr ebenso dicken Schicht von Schwammparenchymzellen. In das Mesophyll sind die zahlreichen 44—58 μ großen, fast kugelförmigen Sekretzellen eingelagert. Die Membran der Sekretzellen besitzt eine Suberinlamelle, und der Sekrettropfen ist durch eine gestielte Hüllmembran eingekapselt (Berthold 1886, S. 26).

Stärke fehlte dem im Februar untersuchten Laubblatt, selbst den Schließzellen, völlig. Die äußersten Palisadenzellen 1—3 jähriger Blätter enthielten nur Assimilationssekret in den Chloroplasten, dessen Tröpfchen in einjährigen Blättern ungefähr 1,6 μ groß waren, in älteren Blättern ungefähr 2,2 μ. Auffallend ist, daß diese großen Öltropfen sich in ganz sorgfältig frisch bereitetem Chloralhydrat (2 + 5) nicht lösen. Es bilden sich sofort, wohl durch Zusammenfließen und Aufnahme von Chloralhydrat in die Tropfen, große Tropfen, die sich auch in unter Deckglas ab-

geschlossenen Präparaten nach 12 Stunden nicht völlig lösen, und sich durch Osmiumsäure dunkel färben.

Durch 82 proz. Alkohol wird das Sekret nicht völlig gelöst, nach Zusatz von Osmiumsäure tritt Schwärzung ein.

Absoluter Alkohol löst sofort.

In der zweiten Palisadenschicht und den Schwammparenchymzellen fanden sich auch größere Tropfen von Assimilationssekret (Mesekret?), von denen ich nicht entscheiden konnte, ob sie noch in Chloroplasten lagen. Große, typische Mesekrettropfen kommen nicht vor.

In diesen Zellen kommen aber noch eine zweite Sorte kugelförmiger Ante vor, die wir Kugeln nennen wollen. Sie können homogen sein, bekommen aber leicht eine zentrale, unregelmäßig begrenzte Höhlung oder werden im Zentrum körnig. Wenn die innere Lösung stark wird, so bilden sie zuletzt eine Hohlkugel mit immer dünner werdender Wand. Sie sind nicht doppeltbrechend und geben folgende Reaktionen:

3 proz. Essigsäure: Löst nicht.

Eisessig + 15 % Wasser: Löst sofort.

Absoluter Alkohol: Löst die Kugeln etwas langsamer als das Assimilationssekret.

Chloralhydrat: Löst.

Außerdem finden sich in den Zellen sehr kleine Oxalatkriställchen.

Wenn man einen Schnitt 60 Minuten auf 200° erhitzt hat, so ist er gebräunt, aber die Zellen sind gut erhalten. Alle Zellen sind leer und nach Zusatz von Eisessig + 15 % Wasser, ebenso bei Zusatz von Chloralhydrat bilden sich keine Tropfen mehr.

Das Sekret der Sekretzellen ist durch Zellmembran und Hülle sehr gut gegen Lösungsmittel geschützt. Chloralhydrat + Osmiumsäure färbt ebensowenig wie Eisessig + 15 % Wasser + Osmiumsäure, wenn man sie stundenlang einwirken läßt. Chloralhydrat löst das Sekret nach einigen Stunden.

Das ätherische Öl der Blätter.

Literatur: Gildemeister und Hoffmann 1913, S. 524. Wehmer 1911, S. 231. Leimbach 1910, S. 212.

Trockne Blätter liefern ungefähr 3 % ätherisches Öl.

Das Öl ist löslich in 1—3 Volumen 80 proz. Alkohols. Es mischt sich mit dem gleichen Volumen Chloralhydrat. $n_D 20^0 =$ 1,467—1,477.

Gefunden wurde in dem Öl: 1-Linalool; Geraniol; Essigsäure-, Valeriansäure-, Kapronsäureester des Linalools, Geraniols und Phenoleugenols; ca. 50 % Cineol; ca. 1,7 % Eugenol; Methyleugenol. In den höchst siedenden (250°) Anteilen scheinen Sesquiterpen und Sesquiterpenalkohole enthalten zu sein.

Das Schutzsekret von Cinnamomum zeylanicum.

Das Blatt von Cinnamomum ist ganz ähnlich gebaut wie das des Lorbeers, nur ist die zweite Palisadenschicht mehr dem Schwammparenchym ähnlich. Auch Assimilationssekret und „Kugeln“ ver-

halten sich ähnlich, nur die Oxalatkristalle sind größer und reichlicher vorhanden.

In der Achse liegen die Sekretzellen nur in der Rinde und zwar in alten Rinden nur in den Rindensträngen, in jungen auch in der Außenrinde (siehe Arth. Meyer, Die Grundlagen und die Methoden für die mikroskopische Untersuchung der Pflanzenpulver 1901, S. 190). Es ist noch zu bemerken, daß auch in den chlorophyllhaltigen Zellen der Außenrinde in jeder Zelle eine bis 12 μ große Kugel vorkommt.

Die Wurzel zeigt im primären Zustand zahlreiche Sekretzellen im Peridrom, dann nur solche in den Rindensträngen der sekundär verdickten Wurzel.

Die Sekretzellen sind verkorkt und besitzen eine Hüllmembran. Tschirch (1900, S. 388) beschreibt die Entwicklungsgeschichte der Sekretzellen von Cinnamomum (ebenso wie die von Laurus) sicher unrichtig. Er spricht von einer „Verschmelzung des Plasmas mit der inneren Membranpartie", nimmt eine „resinogene", das Sekret erzeugende Membranschicht an usw.

Die Sekrettropfen in den Sekretzellen von Blatt, Achse, Wurzel sind sicher ungleich zusammengesetzt, wie uns die Makrochemie der verschiedenen ätherischen Öle verrät.

Ätherisches Öl der Blätter. (Lit. Gildemeister und Hoffmann, 1913, S. 436, 440, 442).

Trockene Blätter lieferten 0,5% Ol. Löslich in 10 Vol. 70proz. Alkohol.

Gefunden wurden: 70—90% Eugenol, ca. 0,1% Zimtaldehyd, Terpene.

Ätherisches Öl der Wurzel.

Gefunden wurden: Kampher, Pinen, Borneol, Dipenten, Phellandren, Cineol, Eugenol, Safrol, Caryophyllen.

Ätherisches Öl der Achsenrinde. Löslich in 2—3% 70 proz. Alkohol.

Gefunden wurden: 35% Zimtaldehyd, 4—10% Eugenol, Methyl-m-amylketon, l-α-Pinen, l-Phellandren, Cymol, Benzaldehyd, Nonylaldehyd, Hydrozimtaldehyd, Cuminaldehyd, Linalool, Caryophyllen.

Das Schutzsekret von Valeriana officinalis.

Nur die Wurzel der Pflanze enthält Schutzsekret. Im primären Zustand besitzt die Wurzel eine Interkutis, in der Sekrettropfen liegen, welche auch in den äußersten Schichten des Peridromparenchyms vorkommen.

Im Zytoplasma der Interkutiszelle, welches auch Zellsaftvakuolen enthält (Arth. Meyer 1891, Fig. 35), liegt ein Sekrettropfen, der, wie schon Unger (1912, S. 1021) zeigte, von einer gestielten Hüllmembran umgeben ist. Dieser Hüllmembran liegt der Zellkern meist an.

Die Membran der peripheren Parenchymzellen, welche 1—3 Sekrettropfen enthalten, ist nicht mit einer Suberinlamelle versehen. Die Sekrettropfen sind jedoch genau so wie in den Interkutiszellen von einer Hüllmembran umgeben, die ein becherförmiges Stielchen

besitzt, welches hohl ist, von Sekret erfüllt ist und mit seiner Spitze der Zellmembran ansitzt. Wird das Peridromgewebe verletzt, so bildet sich eine Korkschicht, und innerhalb dieser liegende Peridromzellen bilden weiter Sekrettropfen, so daß immer eine periphere Schutzschicht vorhanden ist, so lange die kaum mehr als 1 Jahr alt werdende Wurzel lebt.

Das ätherische Öl der Baldrianwurzel. (Lit. Gildemeister und Hoffmann 1916, S. 631).

Trockene Ware (wohl mit Blattresten und Achsen) liefert etwa 1% Öl. Die Destillationswässer enthalten 0,4% der trocknen Wurzel Baldriansäure, welche wahrscheinlich durch Spaltung des Bornylvalerianates entsteht.

n_D 20° = 1,485. Zur Lösung 1,5 Volum 90proz. Alkohol gebrauchend, in 80proz. Alkohol schwer löslich.

Gefunden wurden: l-Kamphen, l-Pinen, Borneol als Ester der Ameisen-, Essig-, Butter-, und hauptsächlich Baldriansäure, Terpineol, ein Alkohol $C_{15}H_{26}O$.

Aus der japanischen Varietät angustifolia, die 5—8% Öl liefert wurde erhalten l-α-Pinen, l-Kamphen, Dipenten (vielleicht Zersetzungsprodukt), Borneol als Essig- und Isovaleriansäureester, Terpineol. Die höchst siedenden Anteile enthalten Kessylazetat, welches gegen 300 Grad siedet.

Das Schutzsekret des Rhizoms von Curcuma longa.

Im Peridrom und im Zentralzylinder des Rhizoms liegen zweierlei Sekretzellen, welche verkorkt sind, und deren Sekretante von einem Hüllhäutchen umschlossen sind. Die kleinere Art der Sekretzellen ist dadurch ausgezeichnet, daß sie rund ist und daß auf sie die angrenzenden Zellen zustrahlen. Das Sekret dieser Zellen ist farblos und besteht aus einer ziemlich gleichmäßigen Emulsion klarer Tropfen. Die größeren Sekretzellen enthalten eine Anzahl rundlicher, oft etwas gestreckter, wie es scheint zähflüssiger, gelber, ungefähr 6—12 μ großer Ante und zahlreiche kleinere, höchstens 2 μ große Ante, alle suspendiert in einer wässerigen Flüssigkeit.

Die farblosen und gelben Zellen liefern augenscheinlich das ätherische Öl, die gelben das Curcumin, welches man aus dem Rhizom gewinnen kann. Die gelben Zellen bilden in sich einen roten Niederschlag, wenn man sie mit Harz unter Deckglas in 10 proz. Lösung von Bleiazetat einschließt und 24 Stunden liegen läßt. Der rote Niederschlag rührt von dem Curcumin her.

Das ätherische Öl und das Curcumin. (Lit. Gildemeister und Hoffmann 1913, S. 282; Wehmer 1911; E. Schmidt S. 2037; Herrmann 1876, S. 24). Das Öl gibt mit 0,5—1 Vol. 90 proz. Alkohol eine klare Lösung. Es beginnt bei 220 Grad zu sieden.

Turmerol, der Hauptbestandteil, noch nicht rein dargestellt, wohl aber das leicht aus ihm entstehende Isomere, das Curcumon, ein Keton $C_{13}H_{18}O$, d-α-Phellandren.

Curcumin $C_{19}H_{14}O_4$ $(O{\cdot}CH_3)_2$ ist in Alkohol und Äther leicht löslich.

Die Sekretante der verdickten Nebenwurzel von Exogonium purga (siehe Arth. Meyer 1891, S. 293).

In Wurzeln von noch normalem Bau liegen die Sekretzellen im Peridrom und im sekundären Rindenteil; in unter Bildung von Folgekambien stark verdickten Wurzeln liegen sie in den Siebteilen der Produktionen der Folgekambien. In den sekundär verdickten Achsen findet man sie in den Rindensträngen.

Die Sekretzellen sind verkorkt, eine Hüllmembran konnte aber bisher nicht nachgewiesen werden. Die Frage wäre noch einer genaueren Untersuchung wert, da es möglich ist, daß nur flüchtige Ante mit Hüllmembran versehen werden.

Das Sekret intakter Sekretzellen scheint stets homogen zu sein.

In absolutem Alkohol sowie in Azeton löst sich der Inhalt intakter Sekretzellen ziemlich leicht. Schließt man ein Präparat unter Deckglas in Kalilauge mit Lack ein, so löst es sich nach einigen Stunden bis auf einen kleinen, körnigen, gelblichen Rest.

Power und Rogerson (1910,) haben das Harz neuerdings untersucht, doch ist noch vieles unklar.

Das von den Autoren untersuchte Harz wurde aus heller Droge mit Alkohol ausgezogen. Es lieferte bei der Destillation mit Wasser nur 0,01 % ätherisches Öl.

Der 1,9 % betragende Petroleumätherauszug enthielt etwas Phytosterol und freie Fettsäuren, die aus dem Parenchym stammen können.

Aus dem 9,7 % betragenden Ätherextrakt wurde ein kristallisierender Alkohol $C_{21}H_{32}O_2$ (OH_2) = Ipurgol gewonnen.

Aus dem Chloroformextrakt (24,1 %) wurde eine sehr kleine Menge β-Methyläskuletin C_2H_5 (CH_3) O_4 isoliert und durch Verseifung Ameisen-, Butter-, d-Methyläthylessig- und Konvolvulinsäure $C_{15}H_{30}O_3$ erhalten.

Das Essigätherextrakt (22 %) lieferte nach Hydrolyse dieselben Säuren und ein Homologes der letzten der Säuren.

Durch Alkoholextraktion wurden zuletzt 38,8 % Trockensubstanz gewonnen. Das erhaltene Harz war linksdrehend und lieferte beim Schmelzen mit Ätzkali: Essig-, Butter-, Baldriansäure, höhere flüchtige Säuren und Azalin- und Sebazinsäure.

Durch verdünnte Schwefelsäure wurde es in Ameisen-, Butter- d-Methyläthylessig-, Konvolvulin- und Ipurolsäure, eine leicht lösliche Säure und Zucker gespalten.

γ. Die Sekretante oder Ölkörper der Lebermoose.

Allgemeines und Historisches.

Die Ölkörper der Lebermoose sind vorzüglich behandelt worden von Holle (Über die Zellenbläschen der Lebermoose, Heidelberg 1857), Pfeffer (1874), Rattray (1884), Wakker (1888), W. v. Küster (1894), Garjeanne (1903); Lohmann (1903).

Hauptsächlich haben die Ölkörper der Jungermanniales, die wir hier allein berücksichtigen wollen, Beachtung gefunden, weniger die der Marchantiales, welche noch genauer zu untersuchen sind. An-

gaben über letztere finden wir bei Pfeffer (S. 25 und 37) und v. Küster (S. 16, 19, 21, 27, 36).

Schon Pfeffer erkannte, daß die Ölkörper zu den Sekretanten gehören. Er beobachtete, daß sie bei der Entwicklung des Sporogoniumstiels usw. nicht angegriffen wurden und fand sie unverändert, als er Mastigobryum 3 Monate im Dunkeln gehalten hatte. Selbst in den im Dunkeln entwickelten Blättern von Mastigobryum waren sie entstanden. v. Küster, der die Resultate der Verdunklungsversuche bestätigte, sagt auch, daß er Ölkörper noch in abgestorbenen Blättern beobachtet habe (S. 28).

Nicht allen Jungermanniales kommen Ölkörper zu. Garjeanne hat (S. 481) die bisher untersuchten Spezies zusammengestellt und zählt 38 Spezies mit, 7 ohne Ölkörper auf. Sie finden sich in allen Organen Ölkörper besitzender Spezies und kommen nur in den Rhizoiden anscheinend sehr selten vor. Pfeffer gibt Ölkörper in Rhizoiden von Lophocolea an; v. Küster konnte sie dort nicht finden (S. 35).

Ölkörper liegen stets im Zytoplasma. Pfeffer meinte irrtümlich, sie lägen im Zellsaft. Wakker (S. 483) schloß aus ihrer Lage bei der Plasmolyse, daß sie im Zytoplasma vorkämen. v. Küster (S. 15) sah an mit Chromsäure fixiertem Material die „Hüllen" der Ölkörper in Wandplasma oder Zytoplasmafäden liegen. Garjeanne (S. 473) sah dasselbe.

Größe und Zahl der in einer Zelle liegenden Ölkörper sind bei den verschiedenen Spezies verschieden. v. Küster stellt die Werte für eine Anzahl von Lebermoosen zusammen (S. 37). Als Beispiele seien angeführt:

Spezies	Zahl	Größe
Radula complanata . . .	meist 1, selten 2—5	13—22 μ. 8—12 μ
Pellia epiphylla	2—28	6—10 μ
Mathotheca platyphylla	15—30	2—3 μ.

Wie es scheint, bestehen die Sekretante aller Jungermanniales aus einer Emulsion. v. Küster spricht zwar (S. 38) von öltropfenartigen Ölkörpern, doch bestehen sie nach ihm meist aus mehreren Tropfen. Sie ist anscheinend stets aus einem wässrigen Dispersionsmittel und Öltröpfchen zusammengesetzt.

Die mikrochemischen Reaktionen der Öltropfen sind die folgenden:

Alkohol. Bis zu ungefähr 50 % Wassergehalt löst er (Pfeffer).
Benzol, Äther, Schwefelkohlenstoff (Pfeffer), Chloroform, Azeton (v. Küster, s. die S. 9) lösen.
Chloralhydrat. Löst (Küster).
Eisessig. Löst. (Wakker, v. Küster).
Osmiumsäure. Mastigobryum und Plagiochila. Bräunung, sonst Schwärzung (v, Küster).
Konzentrierte Schwefelsäure. Löst nicht (Wakker, v. Küster). Bei Mastigobryum fand ich Lösung.
Kalilauge von 2—30 Proz. Löst nicht (Pfeffer, v. Küster).
Ammon-Kali. Verändert nicht. (v. Küster).
Alkannatinktur und Zyanin. Färbt (v. Küster).
Erhitzen. 2—3 Stunden im Luftstrom auf 170—180 Grad ließ die Ölkörper unverändert. Nach 2 Stunden langem Erhitzen auf 150 Grad waren die Öltropfen verschwunden (Arth. Meyer). Nach längerem Erhitzen auf

100 Grad waren die Lebermoose geruch- und geschmacklos (Lohmann, S. 240). 10 Jahre im Herbar aufbewahrte Pflanzen enthielten keine Öltropfen mehr (Pfeffer, S. 24).

Salpetersäure, rauchende. Die Öltropfen lösen sich nicht und werden blasig (Arth. Meyer).

Aus dem Verhalten der Öltropfen beim Erhitzen und gegen Salpetersäure geht schon hervor, daß sie nicht aus Fett bestehen. Sie stimmen im mikrochemischen Verhalten mit den Schutzsekretanten der Angiospermen und damit stehen auch die Resultate der makrochemischen Untersuchung von Lohmann in Übereinstimmung. Dieser konnte aus verschiedenen Lebermoosen 0,1 bis 0,9 % der Trockensubstanz an „ätherischem Öl" gewinnen. Diese im Wasser unlöslichen Öle stammen sicher zum allergrößten Teil aus den Ölkörpern und werden wie die ätherischen Öle, die aus den Sekretzellen der Angiospermen stammen, sehr verschiedener und sehr komplizierter Zusammensetzung sein. Daß Fett nur in kleinen Mengen in den Jungermanniales vorkommt, haben wir in Kapitel VI, 4 gesehen.

Das Dispersionsmittel der Emulsion ist schon von Pfeffer als leichtflüssig erkannt worden: „Bewirkt man die Sonderung in Öl und Wasser, sei es durch Erwärmen oder durch verdünnten Weingeist, an solchen Ölkörpern von Alicularia scalaris, welche außerhalb der Zelle frei im Wasser liegen, so bemerkt man in dem zwischen Öltropfen und Hüllmembran befindlichen Raum eine klare, von Wasser der Lichtbrechung nach nicht zu unterscheidende Flüssigkeit, die also jedenfalls wenigstens keine festen Stoffe enthält." v. Küster glaubte an das Vorhandensein eines „Stromas", konnte aber ein solches weder isolieren noch fixieren (S. 19 und 25); Proteinreaktion gab ihm das Dispersionsmittel nicht, und weder mit Kaliumbichromat noch Kupferazetat konnte er eine Färbung erhalten. Garjeanne (S. 471) kommt zu dem Schluß, daß das Dispersionsmittel eine zähe Flüssigkeit sei, bringt aber dafür keinen Beweis. Pfeffer (S. 21) findet noch, daß bei Mastigobryum und Alicularia bei sehr vorsichtigem Lösen des Öles mit Alkohol ein in Alkohol unlöslicher kleiner Rest bleibt. Bei Radula complanata bleibt eine körnige Masse, die sich „gegen Reagentien" wie die „Hülle" verhalten soll.

Dieser Substanz verdankt wahrscheinlich auch das Häutchen seine Entstehung, welches Pfeffer (S. 5) und v. Küster nur bei Radula complanata und Mastigobryum erhielten, als sie die Tropfen der Ölkörper zuerst mit ungefähr 25 proz. Alkohol zum Zusammenfließen brachten und den Tropfen mit starkem Alkohol lösten, wobei das fragliche Häutchen in der Größe des Tropfens zurückblieb.

Das emulsionsartige Sekretant liegt ohne jede Hülle im Zytoplasma; es entsteht auch keine Hülle als Kunstprodukt. Ich habe diese Tatsache besonders an Mastigobryum festgestellt und verweise auf den Abschnitt über meine Untersuchung der Sekretante dieses Mooses. Alle Forscher waren sich über diesen Punkt bisher im Unklaren.

Das, was die Autoren als „Hülle" betrachteten, ist von ihnen unter sehr verschiedenen Verhältnissen gesehen worden. Pfeffer

beobachtete die Hülle beim Erwärmen der Präparate auf 60 bis 70 Grad und bei Behandlung der Präparate mit Alkohol oder verdünnter Kalilauge, Wakker bei Anwendung von Pikrinsäure und von Essigsäure. v. Küster will auch eine Hülle gesehen haben, wenn er auf im Wasser unter Deckglas liegende Präparate mäßig drückte, hat sich aber wohl durch den kräftigen Interferenzstreifen täuschen lassen. Weder Pfeffer noch v. Küster konnten eine Hülle an intakten Objekten sichtbar machen. Das, was als Hülle bezeichnet wurde, war also durch jedes Mittel sichtbar zu machen, welches die Zelle zum Absterben bringt und eine Zeitlang ihre Struktur erhält oder, noch besser, fixiert.

Die Hülle ist eben nur das fixierte Zytoplasma und gibt auch dessen Reaktionen. Nach Pfeffer (S. 21) und Garjeanne (S. 475) ist sie weder in kochendem Wasser noch in verdünnten Alkalien und verdünnten Säuren löslich und färbt sich mit Jod und Cochenille. Nach Küster färbt sie sich weder mit Salpetersäure noch mit Millons Reagens.

Küster kam zu der Ansicht: „In lebenden Zellen findet sich keine Hülle, sie ist erst ein durch die angewandten Reagentien erzeugtes Kunstprodukt". Er glaubte aber doch noch an das Vorhandensein einer künstlich erzeugten besonderen Hülle. Auch Garjeanne ist sich über die „Hülle" nicht ganz klar geworden. Er sagt (S. 475 und 476): „In ganz unbeschädigten Zellen entstehen die Hüllen nicht. Das kann nur daher rühren, daß eine lebendige Abscheidung zwischen Ölkörper und Vakuole da ist, welche die Wechselwirkung zwischen beiden Organen verhindert. Nur, wenn die Abscheidung getötet ist, oder auch, wenn durch Gewalt ein Übertreten der Stoffe aus dem Ölkörper in die Vakuole erzeugt wird, treten die Hüllen auf. Die lebendige Abscheidung zwischen Ölkörper und Vakuole ist einerseits der Tonoplast der normalen Vakuole, anderseits eine Wandung, welche sich aus der Vakuolenwand des jungen Ölkörpers entwickelt".

Die emulsionsartigen Sekretante liegen in Vakuolen des Zytoplasmas. Wenn sie im Zytoplasma neu entstehen, so sind sie schon aus dem Dispersionsmittel und sehr kleinen Öltröpfchen zusammengesetzt; während sie heranwachsen, werden die Öltröpfchen meist größer.

Wenn man das, was über die Entwicklung der Sekretante an Tatsachen in der Literatur vorliegt, allein betrachtet, so ist darin kaum etwas Unrichtiges enthalten. Wakker (S. 485) sieht in Blättern von Radula complanata und Scapania nemorosa, die in der Nähe der Stengelspitze standen, die Ölkörper an der Blattbasis noch nicht, in der Blattspitze schon entwickelt. „Die jüngsten Zustände zeigen sich hier als scharf umgrenzte, dunkel konturierte Stellen, in denen sich kleine Tröpfchen in lebhafter Molekularbewegung begriffen zeigen." Er hat die Vakuolen in nicht mehr ganz normalen Zellen gesehen. Küster sagt von Radula complanata (S. 25): „Im dritten bis fünften Blättchen von der Scheitelzelle aus gerechnet, sieht man erst das Auftreten der Ölkörper. — Es treten in den mittleren Zellen dieser Blättchen ganz plötzlich in der Lichtbrechung von dem übrigen Inhalt sich unterscheidende,

unregelmäßig konturierte, längliche, gekrümmte Gebilde auf; sie schwärzen sich nicht mit Osmiumsäure, noch lassen sie sich irgendwie anders als das Plasma färben. Weiterhin ist der Rand dieser Gebilde körnig und stärker lichtbrechend; mit Osmiumsäure bräunen sie sich jetzt besonders am Rande, wo sich ganz kleine Tröpfchen beobachten lassen; diese dehnen sich, runden sich ab und haben in den Randzellen mit den eingelagerten Tröpfchen genau das gleiche Aussehen, wie die Öltröpfchen in den ausgewachsenen Blättern". Garjeanne bezeichnet die jüngsten Zustände der Ölkörper richtig als „Vakuolen" und hat ihr Auftreten bei Scapania, Radula complanata, Calypogeia trichomanis verfolgt.

Ich werde im nächsten Abschnitt die Entwicklung der Sekretante von Mastigobryum schildern.

Daß die Ölkörper zu den Sekretanten gehören, haben wir schon im Anfang dieses Kapitels festgestellt Daß ihnen noch eine ökologische Bedeutung zukomme, hält Stahl für wahrscheinlich. Er meint, die Lebermoose würden durch sie gegen den Angriff von Tieren geschützt und schlägt deshalb (S. 35) den Namen „Schutzkörper" für sie vor. Zur Begründung seiner Meinung führt er zuerst an, daß die Ölkörper schon in ganz jungen Geweben angelegt werden. Ferner weist er auf den Duft mancher Lebermoose (Pellia epiphylla, Gloeocalix graveolens, Rielliaarten usw.) hin und zeigt, daß Aneura pinguis und Plagiochila asplenioides im frischen Zustand von Schnecken verschmäht, in mit Alkohol ausgezogenem Zustand gefressen wird. Wenn das auch keine ausreichenden Beweise für Stahl's Anschauung sind, so kommt dieser doch eine genügende Wahrscheinlichkeit zu.

Die Ölkörper des Blattes von Mastigobryum trilobatum.

Die Entwicklung der Ölkörper.

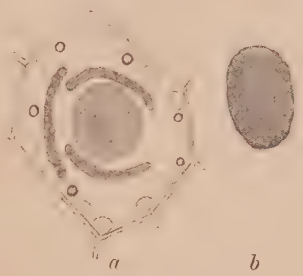
In den ungefähr 9 μ großen Zellen eines jungen Blättchens von unter 0,5 mm Länge lassen sich auch nicht die geringsten Spuren der Ölkörper erkennen. Die Ölkörper sind also bestimmt ergastische Gebilde ohne jede protoplasmatische Grundlage, ohne jedes „Stroma".

Sind die Blättchen ungefähr 0,5 bis 0,75 mm lang, so sieht man die Anfänge der Ölkörper in den die Teilung zuerst einstellenden Zellen des Blattrandes auftreten. Man wählt eine nach der Mitte eines solchen Blättchens zu liegende Zelle von ungefähr 10 μ : 7 μ Durchmesser, in einer Region, in welcher die Zellen teilweise noch in Teilung begriffen sind.

Dort sieht man die sehr kleinen Sekretvakuolen, schon mit einer trüben Emulsion gefüllt, als etwas gestreckte Gebilde im Zytoplasma liegen. Der Kern nimmt die Mitte der Zelle ein, das Zytoplasma enthält außer den Chloroplasten und hie und da einem Fetttröpfchen nur die zunächst um den Kern angeordneten Sekretvakuolen, welche schon durch den Druck des Kerns etwas flach gedrückt sind.

Unsere Fig. 120 zeigt uns einen schon etwas fortgeschritteneren Entwicklungszustand des Sekretantes.

Die Zelle hat einen Durchmesser von 13 μ:10 μ. Die Sekretante sind uhrglasförmig gekrümmt, dabei in der Aufsicht elliptisch, bei einem Längsdurchmesser von 5 bis 6 μ und einem Breitendurchmesser von 1 bis 2 μ. Die konkave Seite der Ante ist dem die Mitte der Zelle einnehmenden Kern zugekehrt. Augenscheinlich werden die Ante durch den Druck des Kerns deformiert, woraus dann hervorgeht, daß sie dünnflüssig sind. Das dünnflüssige Dispersionsmittel der Ante umschließt schon Öltröpfchen von 0,4 bis 0,8 μ Durchmesser. Vor den jungen Ölkörpern, nach der Membran zu, liegen Chloroplasten und Fetttröpfchen.



a *b*

Fig. 120. *a* Zelle aus einem jungen 0,75 mm langen Blatt von Mastigobryum trilobatum kurz nach Aufhören der Teilungen. Die Ölkörper liegen als flache, uhrglasförmige Gebilde im Zytoplasma, um den die Mitte der Zelle einnehmenden Kern geordnet. Der Kern ist im lebenden Zustand der Zelle kaum zu sehen, er wurde nach Zusatz von gesättigter Pikrinsäurelösung gezeichnet. Das Zytoplasma enthält noch die nur in Umrissen angegebenen Chloroplasten und die körperlich gezeichneten Fettropfen. *b* Ölkörper von der Fläche gesehen. Vergr. 2300.

Nehmen die Zellen an Größe zu, so verlieren die Sekretvakuolen, da auch Zellsaftvakuolen entstehen und der Kern verlagert wird, mehr und mehr ihre Uhrglasform und werden zu ellipsoidischen, schließlich wohl auch rundlichen Körpern, indem zugleich ihr Volumen wächst.

In einer Zelle von 20 μ:15 μ Durchmesser aus einem Blättchen von 1,25 mm Länge, in dem die Zellen die Durchschnittsgröße von 14 μ:12 μ besaßen, war eine einfache Zentralvakuole entstanden, die von einem Zytoplasmafaden durchzogen war, was bei den Zellen des Blättchens nur selten vorkam. Unsere Fig. 121 zeigt die Zelle in der Aufsicht und in ihrem Zytoplasmawandbelag einen Ölkörper.

Fig. 121. Zelle aus einem jungen Blatt von Mastigobryum trilobatum, ungefähr von 1,25 mm Länge, in der Aufsicht gezeichnet. Ölkörper (6,5 μ lang), Fetttröpfchen (1 μ Durchmesser), Chromatophoren (ungefähr 2,25 μ Durchmesser) im Zytoplasma liegend. Ein Zytoplasmafädchen strahlte noch in der Zelle nach dem Ölkörper zu. Vergr. 2300.

In etwa 2 mm großen Blättchen besitzen die Zellen einen Durchschnittsdurchmesser von 25 μ:20 μ. Ihre Zellwand ist ungefähr 0,8 μ dick. Von dem die Zentralvakuole umschließenden Zytoplasmabelag aus durchziehen zahlreichere Zytoplasmafäden die Zentralvakuole. Im Wandbelag liegen die etwa 3,6 μ großen Chloroplasten und relativ wenige Fetttröpfchen zwischen und hinter den Chloroplasten. Auch in den Zytoplasmafäden kommen Fetttröpfchen vor. Die meist 7—9 Ölkörper sind in die Zytoplasmafäden eingelagert, vom Zytoplasma ganz umhüllt. Nach Fixierung der Zelle mit Alkohol erscheint

die Zytoplasmahülle der Ölkörper ungefähr so dick wie die Zytoplasmafäden.

Ausgewachsene dunkelgrüne, im Juli gesammelte Blätter von 3—4 mm Länge besaßen Zellen von der Durchschnittsgröße 38 μ : 33 μ, mit ungefähr 1,25 μ dicker Zellwand. Auch hier waren die Chloroplasten ungefähr 3,6 μ, die Fettröpfchen ungefähr 1 μ groß und beide lagen in dem Zytoplasmawandbelag, welcher die Zentralvakuole umschloß, die nicht von Zytoplasmafäden durchzogen war. Die ebenfalls ungefähr 9 Stück Ölkörper lagen hinter den Chloroplasten im Zytoplasmabelag. Einen genaueren Einblick in den Bau des Protoplasten gewährt uns die Untersuchung des 6 Tage mit 95 proz. Alkohol behandelten Materials (Fig. 122). Der Kern sitzt an der Seitenwand der Zelle und ragt, von Zytoplasma dünn überzogen, in die Zentralvakuole hinein. Die Dicke des Zytoplasmabelages beträgt da, wo das Zytoplasma die Zellwand überzieht, ungefähr 0,4 μ bis 0,5 μ.

Fig. 122. Stück des Wandbelages einer Zelle eines ausgewachsenen dunkelgrünen Blattes, welches 5 Tage mit 95proz. Alkohol behandelt worden war. *T* Chloroplast, *K* Zellkern, *H* Zytoplasmablasen, welche die Ölkörper umhüllten; die untere freiliegende im optischen Querschnitt von oben gesehen. Vergr. 2300.

Da, wo ein Ölkörper im Wandbelag lag, ist das ihn umschließende Zytoplasma als eine über den dünnen Wandbelag hinausragende Blase erhalten, deren Wand ungefähr 5 μ dick ist. Die Chloroplasten sind ungefähr auf 3 μ Durchmesser zusammengeschrumpft (Fig. 122).

Man kann sich überzeugen, daß die Wand der Blase sich nicht anders verhält wie der dünne Plasmabelag der Wand, also nur aus Zytoplasma besteht. Farbstoffe (Gentianaviolett, Kongorot usw.), Jodjodkalium, Pikrinsäure färben sie wie Zytoplasma, Trypsin oder Eau de Javelle löst sie wie Zytoplasma.

Eine Hüllmembran, wie sie bei den Schutzsekretanten der Angiospermen vorkommt, ist hier nicht entwickelt, die Sekretante sind einzig und allein vom Zytoplasma umhüllt, welches auch um die Sekretante herum nicht nachweisbar metabol verändert ist.

Bau und Chemie der Ölkörper.

Die Ölkörper sind, wie wir sahen, ergastische Gebilde, deren Neubildung zweifelsfrei beobachtet worden ist. Sie sind, wie wir sahen, direkt vom Zytoplasma umschlossen. Sie bestehen vom Anfang der Entwicklung an aus einer Emulsion. In Fig. 123 sind einige Ölkörper aus einem erwachsenen Blatt abgebildet. In jüngeren, noch hellgrünen Blättern, wie wir sie geschildert haben, sind die Ölkörper kaum kleiner, nur scheint es fast, als seien größere Öltropfen in ihnen häufiger.

Die Ölkörper verhalten sich bei mikroskopischen Reaktionen folgendermaßen:

Nilblaulösung: Die Öltropfen werden hellrot, der Zellsaft und die Membran blau.

Alkohol: Selbst 85proz. Alkohol löst die Tropfen noch sofort. In 48proz. Alkohol werden die Öltröpfchen der Ante erst eckig, runden sich dann ab, um nach Erstarren des Protoplasten wieder eckig zu werden und sich innerhalb 10 Minuten zu lösen. Es findet niemals Zusammenfließen der Tröpfchen eines Ölkörpers statt. Die Vakuole nimmt dabei an Größe zu. In 25proz. Alkohol sind die Öltröpfchen auch noch unter ähnlichen Erscheinungen löslich, ohne daß sie zusammenfließen.

Eisessig + 15 Proz. Wasser: Die Öltröpfchen des Ölkörpers fließen zusammen. Längere Zeit bleibt ein kleiner, sich jedoch zuletzt auch lösender Resttropfen übrig. Die Zytoplasmahülle der Ölkörper ist einige Zeit gut zu sehen.

Chloralhydrat: Die Tröpfchen fließen in jedem Ölkörper schnell zusammen und lösen sich dann völlig.

33proz. Kalilauge: Die Öltröpfchen treten auseinander, deformieren sich etwas, bleiben beieinander liegen und runden sich meist ab, fließen wohl auch hier und da zusammen.

Salpetersäure, rauchende: Wenn die Präparate mit Salpetersäure eingeschlossen 12 Stunden gelegen haben, sind von den Zellen nur noch die Membranen übrig, in deren Mitte je ein bis 14 μ großer, stark von Luftblasen durchsetzter Tropfen liegt.

Konzentrierte Schwefelsäure: Die Öltröpfchen färben sich durch Aufnahme der Chloroplastenfarbstoffe grünlich und werden dann ganz oder bis auf einen kleinen Rest gelöst.

Pikrinsäure, in wässriger gesättigter Lösung: Wenn die Chloroplasten schon vakuolig, der Kern schon gelb gefärbt, sind die Ölkörper noch gut erhalten, zerfallen aber dann in dem schlecht fixierten Zytoplasma in Einzeltröpfchen. Weder Dispersionsmittel noch Öl färben sich gelb. Zuletzt erstarrt das Zytoplasma und die erweiterte Zytoplasmahülle tritt hervor.

Osmiumsäure: Die Öltropfen werden schwach braun gefärbt und treten schärfer hervor. Nach längerer Einwirkung werden die Tropfen schwieriger löslich.

Erhitzen: Ein feuchtes Blatt auf den Objektträger aufgelegt, 2 Stunden auf 150 Grad im Trockenschrank erhitzt. Danach ist kein Öl mehr zu sehen, auch nicht nach Zusatz von 5proz. Kalilauge.

Fig. 123. Ölkörper aus einem ausgewachsenen, dunkelgrünen Blatt. Vergrößerung 2300.

Eine makrochemische Untersuchung, deren Beschreibung ich, da sie von Wert für unsere Monographie ist, im Folgenden wörtlich abdrucken will, hat Lohmann ausgeführt.

Bei Berücksichtigung der mikrochemischen Erfahrungen erscheint es durchaus wahrscheinlich, daß seine durch Destillation von Mastigobryum mit Wasserdampf erhaltenen flüchtigen Stoffe der größten Masse nach aus den Öltropfen der Ölkörper stammen. Vielleicht war auch der harzartige Körper (0,3 %), den er fand, in den Öltropfen enthalten.

Das ätherische Öl wird wohl ein ähnlich kompliziertes Gemisch sein wie die ätherischen Öle der Schutzsekretzellen.

Lohmann schreibt zuerst Seite 236:

„Mastigobryum trilobatum. Diese Jungermanniacee zeichnet sich zwar nicht gerade durch sehr prägnanten Geruch und Geschmack aus, immerhin aber enthält sie bedeutende Mengen ätherischen Öles. Die zur Destillation verwendeten feucht gehaltenen Pflänzchen wurden, wie hier nochmals betont sei, vorher aufs sorgfältigste von Kiefernadeln usw. gereinigt. Destilliert wurden im ganzen 750 g, übereinstimmend mit rund 400 g Trockensubstanz. Bei der Destillation sondern sich schon sofort größere Öltropfen ab, doch dauerte es jedesmal längere Zeit, bis keine sichtbaren Öltröpfchen mehr übergingen. Über Nacht in einem kalten Raum des Laboratoriums stehen geblieben, war das Öl am nächsten Morgen teilweise zu kristallinischen Klümpchen erstarrt, die zwar auf dem Destillationswasser schwam-

men, deren spezifisches Gewicht sich aber beim Schütteln doch nur wenig kleiner als das des Wassers erwies. Auf diese Weise gewann ich 3,65 g des ätherischen Öles, was gut 0,9 Proz. auf Trockensubstanz entspricht. Dasselbe war mittelst Äther gesammelt worden und stellte eine ziemlich dickflüssige, etwas gelbliche Flüssigkeit dar, die ausgesprochen „nach Moos", zugleich aber kampherähnlich roch. Sein Geschmack war aromatisch, kampherartig, nur wenig bitter.

Das konzentrierte Destillationswasser reagiert diesmal nicht alkalisch, eher schwach sauer, und zeigte auch nicht die oben bei den anderen Ölen erwähnten Reaktionen.

Aus einer weiteren Portion des Mooses erhielt ich später noch 4,1 g des Öles, so daß ich im ganzen fast 8 g davon zur Verfügung hatte. Allerdings ist dies noch eine viel zu geringe Menge, um ganz sichere Angaben über die Zusammensetzung machen zu können; sie genügte aber doch, um die Eigenschaften dieses Öles etwas näher zu prüfen. — Trotzdem ich das Öl wiederholt auf niedrige Temperatur (bis —20° C) abkühlte, konnte ich es nicht wieder zur teilweisen Kristallisation bringen. Später ist mir dies eines Tages mit einer gesondert aufbewahrten Portion doch gelungen, und zwar schon bei gewöhnlicher Temperatur, nach Reiben mit einem Glasstäbchen. — An der Luft scheint sich das Mastigobryumöl nur wenig zu verflüchtigen und zu verändern. Aber beim Erwärmen auf 100° C im Kohlensäurestrom ist ein großer Tropfen davon schon nach einigen Stunden so gut wie ganz verdampft. Da das frische Öl eine schwach saure Reaktion gegen Lackmus zeigte, wurden zunächst 699 mg davon in verdünntem reinem Alkohol gelöst, mit $^1/_{10}$ N.-Kalilauge titriert. Kaum ½ ccm der Lauge brachte schon eine bleibende alkalische Reaktion zustande, so daß die Substanz jedenfalls keine größeren Mengen freier Säure enthielt. — Das Öl wurde nun wieder auf die früher erwähnte Weise getrocknet und zu folgenden Versuchen benutzt. Zehn Tropfen desselben dienten zur Bestimmung des spezifischen Gewichtes; das Mittel aus zwei Versuchen ergab bei 16° C 0,972. Zwanzig Tropfen des Öles (etwa 650 mg) wurden in 3 ccm reinem Alkohol gelöst und in einem Röhrchen von 5 cm Länge polarisiert; gefunden wurde eine Rechtsdrehung von 1,21°, so daß sich das Mastigobryumöl als ein ziemlich stark drehendes ergab. Die Probe von Lassaigne auf Stickstoff fiel negativ aus, ebenso die Probe von Schönn auf Schwefel. — Weiter wurden Verbrennungen ausgeführt.

1. 237 mg gaben 720 mg CO_2 und 237 mg H_2O,

somit: 82,85 Proz. C
11,11 „ H
100 — 6,04 Proz. O

2. 199,5 mg gaben 606,5 mg CO_2 und 201 mg H_2O,

Woraus folgt: 82,77 Proz. C
11,19 „ H
100 — 6,04 Proz. O.

Aus diesen Zahlen ergibt sich wieder ein Atomverhältnis von C : H = 1 : 1,61. Sodann wurde eine fraktionierte Destillation des Öles vorgenommen. Eine kleine Menge desselben auf dem Paraffinbad erhitzt, begann erst bei 270° C zu kochen; es wurde destilliert, bis das Thermometer im Dampfe auf 285° C gestiegen war. Im Kölbchen blieb eine braungefärbte, zähe Flüssigkeit zurück, die später zu einem kleinen Haufen derber, farbloser Nadeln kristallisierte. Den Schmelzpunkt dieser Kristalle konnte ich, trotzdem dieselben vorher zwischen Filtrierpapier gut abgetrocknet worden waren, nicht genau feststellen; sie begannen schon bei 78° C zu verflüssigen, waren aber erst bei 85° C völlig geschmolzen. — Das bei der ersten Fraktionierung erhaltene Destillat wurde nun nochmals fraktioniert, damit aber nur so lange fortgefahren, bis einige Tropfen bei gegen 270° C übergegangen waren. Mit diesen Tropfen nahm ich eine Verbrennung vor, ebenso mit der jetzt im Kölbchen zurückgebliebenen, etwas dunkel gefärbten Masse.

1. Überdestillierter Teil: 141 mg lieferten 438,5 mg CO_2 und 139,5 mg H_2O,

somit: 84,82 Proz. C
10,99 „ H
100 — 4,19 Proz. O

2. Zurückgebliebener Teil: 164 mg lieferten 484 mg CO_2 und 152 mg H_2O,

demnach: 80,49 Proz. C
10,29 „ H
100 — 9,22 Proz. O.

Man sieht, wie bei der Fraktionierung der Sauerstoffgehalt des niedriger siedenden Teiles schon bedeutend zurück-, der des höher siedenden Teiles ungefähr gleichermaßen in die Höhe gegangen ist, und dasselbe gilt, im umgekehrten Sinn, für den Kohlenstoffgehalt. Es läßt sich wohl mit einiger Berechtigung vermuten, daß eine weitere fortgesetzte Fraktionierung wenigstens zwei Körper ergeben hätte, wahrscheinlich einen sauerstoffreien, flüssigen und einen sauerstoffhaltigen, kristallisierten. Indessen konnte ich diese Frage wegen Mangels an Material zurzeit nicht weiter verfolgen.

Ferner habe ich dann eine Molekulargewichtsbestimmung mit dem Öl ausgeführt, und zwar nach der Methode von LANDSBERGER (Berl. Ber. 1898, S. 458). 445 mg des Öles werden in 7 ccm Äther gelöst, der einen Siedepunkt von 33,86° C hatte. Schon nach wenigen Minuten war der Siedepunkt der Lösung konstant: 34,37° C. Unter Berücksichtigung der weiteren Daten:

Gewicht der Lösung 9,10 g
Gewicht des Äthers 8,655 g

Konzentration der Lösung somit 5,14 pro 100 (= p). Molek. Siedepunktserhöhung von Äther 21,1 (= k), findet man durch Berechnung:

$$M = \frac{p \times k}{t - t'} = \frac{5{,}14 \times 21{,}1}{0{,}51} = 213.$$

Eine vorhergegangene, zur Einübung der Methode ausgeführte Molekulargewichtsbestimmung von reinem Kampfer hatte 149 ergeben (berechnet 152).

Zwanzig Tropfen des Öles wurden dann weiter in 10 ccm absolutem Äther gelöst und, unter Eiskühlung, trockene Salzsäure eingeleitet. Es trat nach kurzer Zeit Rotfärbung ein; beim Verdampfen des Äthers erhielt ich jedoch kein kristallinisches Produkt. — Drei Tropfen des Öles, in kalter Essigsäure gelöst, gaben mit etwas starker Schwefelsäure ebenfalls sofort eine Rotfärbung. Ähnlich verläuft auch die Einwirkung von einem Tropfen nicht ganz konzentrierter Schwefelsäure oder Salzsäure auf einen Tropfen des Öles. — Zwanzig Tropfen des Öles, in 4 ccm absolutem Alkohol und 4 ccm Äther gelöst, wurden in Eis abgekühlt und 0,7 g Brom, in Chloroform gelöst, allmählich hinzugefügt. Das Brom wurde wieder sofort absorbiert; beim Verdunsten erhielt ich aber auch jetzt keine kristallisierte Bromverbindung, sondern ein gelblichweißes, dickflüssiges Reaktionsprodukt, das bald eine schmutzigblaue, später braunrote Färbung annahm.

Aus den aufgeführten Versuchen dürfte zu folgern sein, daß wir es in dem Mastigobryumöl wahrscheinlich mit einem Gemisch zu tun haben, der Hauptsache nach aus einem Sesquiterpen $C_{15}H_{24}$ und einer kampferartigen Substanz (vielleicht $C_{15}H_{26}O$?) bestehend. Sesquiterpene finden sich ja in den zwischen 250° und 280° C siedenden Anteilen mehrerer ätherischer Öle; ihr Molekulargewicht beträgt 204, das der sauerstoffhaltigen Verbindungen $C_{15}H_{26}O$ 222. Das Mastigobryumöl hätte dann in seiner Zusammensetzung einigermaßen eine Ähnlichkeit mit den ätherischen Ölen aus Sandel- und aus Zedernholz.

Eine sichere Kenntnis der Zusammensetzung des Öles von Mastigobryum und auch derjenigen der anderen Arten vermag nur das eingehende Studium dieser neuen Substanzen zu liefern; dazu sind aber bedeutend größere Mengen nötig, als mir bis jetzt zu Gebote standen."

Seite 248 sagt er weiter:

„Zur Beantwortung der zweiten Frage habe ich mir das Rohfett von Mastigobryum trilobatum in etwas größerer Menge verschafft. 300 g lufttrockenes, sorgfältig gereinigtes Pulver (1 m. M.) dieser Pflanze wurden, mit Äther übergossen, während 14 Tagen stehen gelassen. Täglich wurde einige Male tüchtig durchgeschüttelt und alle zwei bis drei Tage der Äther abgegossen und erneuert.

Nach dem Verdampfen erhielt ich knapp 20 g einer wohl noch wasserhaltigen, dunkelgrünen, öligen Masse von intensivem Moosgeruch und widerlichem, kratzend bitterem Geschmack. Dieses Produkt wurde nun zunächst mit einem Dampfstrahl behandelt; im Destillat zeigten sich sofort größere, helle Tropfen des ätherischen Mastigobryumöles. Es war aber eine mehr als 15 Stunden fortgesetzte Destillation nötig, um alles Öl überzutreiben. Ich gewann 4,1 g des ätherischen Öles und fand somit auf diese Weise einen noch etwas größeren Gehalt daran, als bei der direkten und doch auch viele Stunden fortgesetzten Destillation der Pflanze mit Wasserdampf. Es geht daraus nochmals die teilweise Schwerflüchtigkeit des Öles hervor."

Seite 249:

„Die im Destillationskolben zurückgebliebene Fettmasse wurde mit Äther gesammelt, der Äther verdampft und der Rückstand nun mehrere Stunden lang mit

Petroläther (Siedepunkt 40—50° C) am aufsteigenden Kühler ausgekocht. Dabei löste sich der größte Teil der grünen Masse; nur ein kleiner dunkelgefärbter Klumpen blieb ungelöst, der getrocknet rund 900 mg wog und einen spröden, glänzenden, harzartigen Körper darstellte. Diese Substanz war schwerer als Wasser, und darin — ebenso wie in verdünnten Säuren und Alkalien — nicht löslich, wohl aber in starkem Spiritus. Von Geruch und Geschmack war an ihr so gut wie nichts zu bemerken."

d) Die Kalziumoxalatkristalle des Zytoplasmas.

Chemie der Kalziumoxalatkristalle.

Die Kalziumoxalatkristalle bestehen aus dem neutralen Kalziumoxalat mit 2 oder 3 Molekülen Kristallwasser:

$$(CO_2)_2Ca + H_2O \text{ oder } (CO_2)_2Ca + 3H_2O.$$

Mikrochemisch zeigen dieselben folgende Reaktionen, welche zur Unterscheidung des Kalziumoxalates von Magnesiumoxalat $C_2MgO_4 + 2H_2O$, Kalziumzitrat $(C_6H_5O_7)_2Ca_3 + 4H_2O$, Kalziumrazemat $(C_4H_4CaO_6 + 4H_2O)_2$, saurem Kalziummalat mit $6H_2O$ usw. genügend sind, wenn sie alle ausgeführt werden.

Kalziumoxalat.

Wasser: In kochendem und kaltem unlöslich.

Essigsäure: unlöslich.

Verdünnte Salzsäure oder Salpetersäure: löslich.

Verdünnte Schwefelsäure: Löslich. Auftreten von Gipskristallen, die in Wasser schwer löslich sind. Nach Absaugen der Schwefelsäure und Zufügen von Seignettesalzlösung lösen sich die Gipskristalle und es treten Prismen von Kalziumtartrat auf.

Vorsichtiges Glühen: Kalziumkarbonat, welches mit Säuren Kohlensäure entwickelt, bleibt zurück.

Starkes Glühen: Es entsteht Kalziumoxyd.

Einen makrochemischen Nachweis, daß die Raphiden von Scilla aus Kalziumoxalat bestehen, erbrachte neuerdings Ziegenspeck (1914).

Kristallographisches.

Schriften: Holzner (1864, S. 273), Kohl (1889, S. 15), Zimmermann (1887, S. 100). Dippel, Das Mikroskop, 2. Teil, 1898. S. 109.

Mit einem Molekül Kristallwasser auf 1 Molekül Kalziumoxalat kristallisiert letzteres im monoklinen System, mit 3 Molekülen im tetragonalen System.

Im polarisierten Licht leuchten die monoklinen Kristalle stark, die tetragonalen schwach auf; die ersteren wirken ungefähr 4mal stärker auf das polarisierte Licht als letztere.

Man findet in den Zellen Einzelkristalle (dazu Raphiden und Individuen des Kristallsandes), Zwillingsbildungen, Drusen und Sphärite.

Die Einzelkristalle und Zwillingsbildungen können beiden Systemen angehören, die Raphiden sind jedoch wohl allermeist monokline Kristalle nadelförmiger Ausbildung und die Individuen des Kristallsands wohl allermeist tetragonal-hemiedrisch.

Drusen können aus Kristallen des einen oder des anderen Systems aufgebaut sein.

Sphärite sah Kohl (1889, S. 21) zwischen gekreuzten Nikols immer hell, oft farbig aufleuchten und beobachtete meist, aber nicht immer ein dunkles Kreuz.

Meist liegen in einer Zelle nur Kristalle eines Systems, selten findet man Kristalle beider Systeme in einer Zelle. In Fig. 124 ist ein Beispiel dafür nach Kohl abgebildet.

Man kann deshalb voraussichtlich nicht so bald entscheiden, welche Verhältnisse es bedingen, wenn das Kalziumoxalat in einem oder dem anderen System in der Zelle kristallisiert. Es werden dabei noch Momente in Betracht kommen, welche sich unserer Beurteilung jetzt noch entziehen.

Bemerken will ich noch, daß in Klumpen dicht zusammenliegender Kristallsand nicht nur dunkel im Mikroskop erscheint, wenn sich Luft, sondern auch, wenn sich Wasser zwischen den Kristallen befindet.

Ferner will ich darauf aufmerksam machen, daß sich im Zentrum der Drusen manchmal ein organischer Kern findet (Buscalioni 1895 und 1896).

Auch Zimmermann's Angabe, daß die Raphiden zuweilen einen „bedeutenden" Pleochroismus zeigen (1887, S. 102) ist erwähnenswert.

Fig. 124. *a* Phyllocactus grandis. Zwei tetragonale Einzelkristalle und ein Sphärit. *b* Cereus nygticalus. Tetragonale Einzelkristalle neben monoklinen Raphiden und einem Sphärit. Aus Kohl (1889), Taf. I, Fig. 30 und 31.

Das Vorkommen der Kalziumoxalatkristalle im Pflanzenreich.

Organische Säuren sind in den Zellen der Pflanze sehr häufig. Vorzüglich ist darunter die Oxalsäure sehr oft zu finden. Demgegenüber spielt die Oxalsäure im tierischen Organismus eine sehr geringe Rolle (Hammarsten, 1914; Abderhalden 1911).

Die verhältnismäßig große Häufigkeit des Vorkommens der Oxalsäure vorzüglich bei den höheren Pflanzen verstehen wir schon, wenn wir nur ihre Benutzung zur Neutralisation der Basen betrachten, welche bei Verwendung des N, S, P in der Zelle freiwerden.

Gegenüber den anderen in der Pflanzenzelle auftretenden organischen Säuren, wie Weinsäure, Apfelsäure, Zitronensäure, Fumarsäure usw. (siehe Czapek 1905, S. 428) besitzt auch die Oxalsäure entschiedene Vorzüge.

Diese vorteilhaften Eigenschaften der Oxalsäure sind:

1. Ihre Moleküle besitzen einen für eine zweibasische organische Säure verhältnismäßig kleinen Energieinhalt. Die Verbrennungswärme beträgt für 1 g Oxalsäure 0,678 Kal. Die Sauerstoffkapazität ist für 1 g = 0,178 g, während sie für Weinsäure z. B. 0,53 g beträgt.

2. Sie besitzt im Verhältnis zur Größe ihres Moleküls ein sehr großes Sättigungsvermögen für Basen. Das Molekulargewicht der 2-basischen Oxalsäure ist 90, z. B. das der Weinsäure 150.

3. Sie ist die stärkste organische Säure. Ihre relative Affinität (Salpetersäure = 1) beträgt ungefähr 2,4, die der Weinsäure 0,05.

4. Sie bildet mit Kalzium eine äußerst schwer lösliche, leicht kristallisierende Verbindung.

Da N-S-P-haltige Kalziumsalze von Gefäßpflanzen sehr häufig aufgenommen werden und die daraus entstehenden organischen Salze nicht aus den Geweben ausgestoßen werden können, so erscheint die Bildung von Oxalat dort vorteilhaft, und es sind deshalb Kalziumoxalatkristalle dort häufig, während sie selten sind bei Pflanzen, welche Gelegenheit haben, die Salze auszuscheiden, wie z. B. bei den im Wasser wachsenden Algen. Wegen der anderen Vorteile der Oxalsäure findet man da, wo Kalziumoxalat fehlt, nicht selten andere, meist leichtlösliche Oxalsäuresalze Benecke (1903, S. 93), Monteverde (1890, S. 329), Kohl (1890, S. 339), de Bary (1886, S. 404), Czapek (1905, S. 419, 420), Molisch (1918).

In dem Folgenden seien einige Notizen über das Vorkommen der Familien zusammengestellt, bei welchen Kalziumoxalat gefunden worden ist.

Dicotyledoneae.

Bei den Dikotyledonen sind Kalziumoxalatkristalle sehr verbreitet. Vollständige Zusammenstellung über diese Familien bei Solereder (1908, S. 346). Kalziumoxalat hat er nicht gefunden bei folgenden Familien: Fumariaceae, Cruciferae, Stackhusieae, Crossosomataceae, Lobeliaceae, Monotropeae, Lennoaceae, Primulaceae, Salvadoraceae, Desfontaineae, Gentianeae — Menyanthoideae, Cuscuteae?, Orobanchaceae, Plantagineae?.

Monocotyledoneae.

Pandanaceae, Typhaceae, Sparganiaceae, Najadaceae, Gramineae, (Festuceae, Avenaeae), — Palmae — Araceae, Lemnaceae, Commelinaceae, Pontederiaceae, Liliaceae, Dioscoriaceae, Iridaceae, Musaceae, Zingiberaceae, Marantaceae, Orchidaceae.

Gymnospermae.
Cycadales: Cycadaceae (Rosanoff 1867).
Gingoales:
Coniferae: Taxaceae, Pinaceae.
Gnetales: Gnetaceae.

Pteridophyta.
Filicales leptosporangiatae: Cyathaceae, Polypodiaceae, Osmundaceae.
Marattiales: Marattiaceae.
Ophioglossales: Ophioglossaceae.
(Monteverde 1890), (Poirault 1893).

Equisetales. (Kohl 1889, S. 66).

Lycopodiales.
Lycopodium Kalziumoxalat vorhanden, Selaginella und Psilotum (Kohl 1889, S. 67).

Isoetales.

Bryophyta.
Kalziumoxalat scheint Hepaticae und Musci völlig zu fehlen.
(Kohl 1889, S. 66), (Schimper 1888, S. 81).

Rhodophyceae.

Phaeophyceae.

Charophyta.

Chlorophyceae.
Vaucheria (Benecke 1903, S. 87; Woronin, Bot. Zeit. 1888, S. 427).
Halimeda (Kohl 1889, S. 64).
Acetabularia (Kohl 1889, S. 71).

Conjugatae.
Spirogyra (Benecke 1903).
Diatomeae.
Flagellatae.
Eumycetes.
Hymenomycetes und Ascomycetes.

De Bary 1884, S. 11; Patouillard, Journal de Micrograph. Bd. 8, 1884, S. 38; Kohl 1889, S. 64, S. 71; Plowrich, Bull. soc. Myc. France 1898, S. 13; Zopf 1890, S. 398; Topin, Ref. Bot. Zentralbl. 95. Bd., 1904, S. 160.

Physiologisches und Ökologisches über Kalziumoxalatkristalle.

Aus welchen Stoffen die zur Kalziumoxalatbildung dienende Oxalsäure in den Zellen entsteht, und wie die Prozesse verlaufen, die zur ihrer Bildung führen, wissen wir nicht. Daß sie im allgemeinen kein Produkt der Desoxydation der Kohlensäure ist, wie Liebig und Muldner 1844, Berthelot und André (Compt. Rend., 1886, Bd. 102, S. 1000), Brunner und Chuard (Ber. d. Deut. Chem. Ges. 1886, 19. Bd., S. 505) und andere annahmen, sondern wahrscheinlich oft durch Oxydation von Kohlehydraten entstehen kann, ist wohl heute eine bei den Pflanzenphysiologen verbreitete Ansicht. Sie ist weder ein Nebenprodukt der Verwandlung der Stärke in Zucker, wie z. B. Pick (1883, S. 380) meinte, noch ein Nebenprodukt der Zellulosebildung, wie z. B. Kohl (1889) glaubte (dagegen schrieben Wehmer 1891, S. 168; Borodin 1892, S. 54; Rothert und Zalenski 1899, S. 150) Monteverde 1903. S. 32).

Ist die Oxalsäure in der Pflanze zum Aufbau von Kalziumoxalatkristallen verwendet worden, so ist sie im allgemeinen dauernd in der Pflanze festgelegt. Unter besonderen Umständen können die Kristalle jedoch angegriffen, ja selbst ganz gelöst werden. Beobachtet sind solche Vorkommnisse von Sorauer (1868, S. 158), de Vries (1881), Frank (1866—67), Tschirch (1887), Aé (1869, S. 189), Schimper (1888, S. 105), Kohl (1889, S. 49), Warlich (1890. S. 20, 23, 25), Rothert und Zalenski (1899, S. 149), Schimper (1890, S. 235), Czapek (1905, S. 427).

Wenn auch die Pflanze unter Umständen, wohl meist bei Mangel an Kalk, die Oxalatkristalle angreifen kann, so dürfen wir dieselben deshalb durchaus nicht zu den Gebrauchsanten stellen, wie man es nach Kraus (Bot. Zentralbl. 49. Band, 1892, S. 181) müßte, sie sind typische Abfallante. Dem entsprechend fand z. B. Wehmer (1891, Bot. Zeitschr. S. 154), daß beim Austreiben der Knospen keine Lösung der Kristalle eintrat, und Benecke (1903, S. 90, 105) und ebenso Amar (1904) konnten selbst keine Lösung der Kristalle durch künstlich hervorgerufenen Kalkmangel in der Zelle veranlassen.

Wie schon Schimper betont (1890, S. 230), muß das Kalziumoxalat in Lösung befindlich sein, wenn sich aus ihm ein Kristall in einer Zelle bildet. Ob es wirklich in so hoher Konzentration im Zellsaft oder in einem Auszug der lebenden Zelle vorkommen kann, wie Kohl (1890, S. 343) und Belzung (1849) angeben, müßte genauer untersucht werden.

Da das Kalziumoxalat in den Zellen auch gelöst vorkommt, ist es auch fähig zu wandern, verlagert zu werden. Daß es von

Zelle zu Zelle eines Organes verlagert werden kann, beweist die Ansammlung desselben in Form von Kristallen in besonderen Oxalatzellen in den Laubblättern, das heißt in Zellen derselben, welche sich von den sie umgebenden Assimilationszellen durch ihre Form, ihre meist geringe Größe und reichlichsten Kristallgehalt auszeichnen.

In dem Laubblatt wird, da in jedem Chloroplasten Eiweiß entsteht, in jeder assimilierenden Zelle Eiweiß gebildet, also auch in jeder Zelle Oxalat erzeugt (Arth. Meyer 1918c); trotzdem sind in vielen Blättern gerade die Palisadenzellen völlig frei von Kristallen, während sich diese in Oxalatzellen, welche die Fähigkeit haben müssen, das gelöste Oxalat aufzusammeln, in Menge bilden. In diesem Fall tritt also eine Verlagerung des Kalziumoxalats in gelöster Form ein, ohne daß in der Oxalat bildenden Zelle eine Kristallbildung erfolgt. Überall, wo das Kalziumoxalat in Kristallen in Sekretzellen liegt, wurde es verlagert, und nur da, wo wir es in Form von Kristallen in anderen Zellen finden (diffus), könnte es in den Zellen entstanden sein, welche die Kristalle führen.

Daß das Oxalat auch aus einem Organ in das andere verlagert werden kann, geht aus folgenden Beobachtungen Schimper's (1888, S. 99) hervor. Dieser sagt:

„Eine Wanderung des Kalkoxalates dürfte auch aus den Blättern in den Stamm stattfinden, wie aus folgenden Beobachtungen hervorzugehen scheint. Die Blätter von Aesculus Hippocastanum und Sambucus nigra gehören zu denjenigen, welche am reichsten an Kristallen sind und auch den Unterschied zwischen Sonnen- und Schattenblättern am auffallendsten zeigen. Die vorjährigen Zweige der genannten Bäume weisen einen ähnlichen, aber noch viel ausgeprägteren Unterschied als die Blätter auf, je nachdem sie sich an der Sonne oder im Schatten entwickelt haben; bei Sambucus ist derselbe sogar schon mit dem bloßen Auge leicht erkennbar. Die große, in keinem Verhältnis zu derjenigen der Blätter stehende Menge Kalkoxalat, die in der primären Rinde genannter Zweige aufgespeichert ist, kann wohl kaum auf die eigene Tätigkeit des nur schwach entwickelten und nur wenig beleuchteten grünen Parenchyms derselben zurückgeführt werden, vielmehr müssen wir dasselbe wohl auf diejenige des Blattes zurückführen.

Das Salz ist stets in großer Menge in den Scheiden der Gefäßbündel der Spreite und des Stieles vorhanden und geht auf diesem Wege allmählich in die Rinde. Es kann nach meinen Beobachtungen kaum einem Zweifel unterliegen, daß ein großer Teil des in so vielen Baumrinden aufgespeicherten Kalkoxalates seinem Ursprung nach auf die Tätigkeit der Blätter zurückzuführen sei; indessen ist dieses natürlich eine Frage, welche weiterer Untersuchung bedarf. Hervorgehoben sei auch, daß Zweige von Aesculus Hippocastanum, die bloß weiße Blätter trugen, in ihrer Rinde nur Spuren von Kalkoxalat aufzuweisen hatten."

Wir können also aus dem Ort der Ablagerung der Kalziumoxalatkristalle meist nichts sicheres über den Ort der Entstehung des Kalziumoxalates schließen.

Die Orte, nach welchen erzeugtes Oxalat von seinen Bildungsstätten aus transportiert und an denen es vorzüglich durch die Oxalatzellen angesammelt wird, sind anscheinend meist durch der Pflanze Vorteile verschaffende Momente mannigfaltiger Art bestimmt. So werden die Kristalle vorzüglich dort gebildet, wo sie bei Bewegung der Pflanzenteile am wenigsten stören, z. B. in der Nähe der Sklerenchymstränge oder im Mark, oder dort, wo sie mit Geweben, welche von der Pflanze abgestoßen werden,

mit entfernt werden, oder schließlich da, wo sie eine Schutzwirkung ausüben gegen den Angriff kleiner Tiere, wie z. B. dann, wenn sie in der Nähe der Vegetationspunkte auftreten. Die Entscheidung darüber, welcher Vorteil für die Pflanze aus der Ablagerung der Oxalatkristalle an einem oder dem anderen Orte erwächst, ist wohl nur selten mit genügender Sicherheit zu treffen. Stahl (1888, S. 84) hat für die Raphiden zu beweisen versucht, daß sie durch ihre mechanische Wirkung die Pflanze gegen die Angriffe von Schnecken und anderen Tieren schützen. Lewin (1900) suchte Stahl entgegen zu beweisen, daß die Raphiden höchstens eine untergeordnete Rolle als Instrumente der Giftübertragung (S. 59) spielten. Es scheint mir jedoch nicht unwahrscheinlich zu sein, daß kleine und kleinste Tiere durch die Unbequemlichkeit, die ihnen Raphiden, Drusen, scharfkantiger Kristallsand in ihren Kauwerkzeugen verursachen, vom reichlichen Fraß solcher Pflanzenteile abgehalten werden, die viel dieser harten Kalziumoxalatkristalle enthalten, und daß auf diese Weise der Pflanze ein Vorteil erwächst. Beweisen lassen sich derartige Ansichten, wie gesagt, nur sehr schwierig.

Über das Wachstum und die Lagerung der Kalziumoxalatkristalle im Protoplasten.

Die Kalziumoxalatkristalle kommen nur in einem Organ des Protoplasten, nämlich im Zytoplasma vor. Sie entstehen und wachsen nur in diesem und sind, wenn durch das Zytoplasma um sie keine ergastische Hülle gebildet worden ist, allermeist direkt von Zytoplasma umschlossen.

Das Zytoplasma scheint das Wachstum der Kristalle durch Regulierung der Zufuhr des gelösten Kalziumoxalates zu leiten. Auch wenn übrigens ein Kristall frei in einem Zellsaftant wächst, kann eine solche Regulierung durch das Zytoplasma stattfinden.

Sehr kleine Kristalle werden vom Zytoplasma eingeschlossen, ohne dessen Form wesentlich zu beeinflussen. Entstehen größere Kristalle in einer mit großer zentraler Zellsaftvakuole versehenen Zelle, so wölben sie sich, überzogen mit einem dünnen Zytoplasmabelag, welcher in Zusammenhang mit dem dünnen Zytoplasmawandbelag steht, in das Zellsaftant hinein.

Füllt der Kristall die Zelle nur annähernd aus, so senkt er sich bei Vertikaldrehung der Schnitte, findet aber bald Wiederlager an dem jeweilig unteren Zellwandteil und dehnt deshalb das Zytoplasma, welches seine Zytoplasmahülle mit dem Wandbelag verbindet, nur wenig aus. Kern und Trophoplasten können dabei im Wandbelag oder dem Belag des Kristalles liegen.

Besitzt eine Zelle eine große zentrale Zellsaftvakuole und ist in dem dünnen Wandbelag der Zelle ein etwas größerer Kristall entstanden, so liegt derselbe, wenn sich das Organ an der Pflanze in Ruhe befindet, in dem Zytoplasmabelag der unteren Zellwand, denselben hervorwölbend. Dreht man die Zelle vertikal um 180°, so reißt der Kristall, umhüllt von Zytoplasma, los, fällt durch die Zellsaftvakuole und legt sich wieder auf den Zytoplasmawand-

belag auf, mit dem sich die Zytoplasmahülle des Kristalles wieder verbinden kann (Tradescantia discolor).

Liegen zahlreiche kleine und leichte Kriställchen beieinander im Zytoplasmawandbelag einer eine größere Zentralvakuole besitzenden Zelle, so können sie mit dem Zytoplasma verbunden auf der Zellwand hinabrutschen (Stachys germanica).

In manchen Fällen entsteht um jeden Kristall einer Zelle eine alloplasmatische Hülle (Stachys, Raphidenzellen).

Nicht selten wird auch um wachsende, wie es scheint, immer in Oxalatzellen liegende Kristalle von dem Zytoplasma eine ergastische, scharf konturierte Hülle abgeschieden, welche aus reinen Kohlehydraten (z. B. Citrusblatt) oder aus durch Einlagerung veränderten Kohlehydratlamellen bestehen kann und mit den Kristallen heranwächst.

Diese ergastischen Hüllen haben vermutlich ähnliche Bedeutung wie die Suberinlamellen der Endodermiszellen. Sie unterstützen wahrscheinlich das Zytoplasma in der Regulation des Wachstums der Kristalle, indem sie stets nur eine gleichmäßig geringe Menge von Kalziumoxalat hindurchlassen, welche von dem regulierenden Zytoplasma beschränkt werden kann.

Wenn der Protoplast einer Oxalatzelle abstirbt, so wachsen die in ihm liegenden Kristalle nicht mehr (Stachys germanica).

Die behüllten Kristalle werden häufig auch in der Zelle früher oder später festgelegt.

Man kann sich die Vorstellung bilden, daß die beweglichen Kristalle den Protoplasten in seiner Arbeit stören. Möbius sagt, daß die Festlegung „zum Schutz des Plasmaleibes gegen den Druck der Kristalle“ diene.

Die Festlegung geschieht durch Anwachsen eines oder mehrerer vom Zytoplasma gebildeter, mit der Zellmembran verbundener Stielchen an die ergastische Hülle (Rosanoff'sche Kristalle) oder gleichsam durch Einschluß der Hülle durch Lamellen der Zellmembran (H. C. Müller: Pandanus).

Bei den mit alloplasmatischen Hüllen versehenen Kristallen wird durch in die Zellsaftante ausgeschiedenen Schleim, welcher vielleicht noch eine ökologische Bedeutung hat, eine Festlegung der Kristalle bewirkt. Bei unbehüllten Kristallen kann auch durch Ausfüllung einer Zelle durch den Kristall oder durch die Kristalle (Achse von Sambucus) Festlegung eintreten.

Das Gesagte wird durch die folgenden Abschnitte dieses Kapitels weiter erläutert werden.

Oxalatkristalle, welche direkt von Zytoplasma umhüllt sind.

Kalziumoxalatkristalle können zeitlebens im Zytoplasma liegen, also so, daß dieses die Kristallflächen direkt überzieht.

Es ist oft beobachtet worden, daß Kalziumoxalatkristalle durch das bewegte Zytoplasma mitgenommen wurden.

Wakker beschreibt (1888, S. 445) einen Fall und führt wie Kohl (1889, S. 331) ältere Literatur an. Auch Beneke (1903, S. 89) spricht

von an den Zytoplasmafäden von Spirogyra sitzenden Kristallen. Von diesen Kristallen wird wohl ohne weiteres angenommen, daß sie von dem Zytoplasma umhüllt seien.

Zimmermann (1887, S. 102) sagt: „Die Entstehung der Kalziumoxalatkristalle erfolgt wohl jedenfalls in den meisten Fällen innerhalb des Zytoplasmas.“ Es spricht nach ihm dafür „die leicht zu beobachtende Tatsache“, daß die meisten Kristalle nach der Lösung in Salzsäure eine sich mit Jod färbende Hülle zurückließen.

Kohl (1889, S. 37) spricht von zentral in den Zellen an Zytoplasmafäden aufgehängten Kristallen bei Hyacinthus, Cordyline vivipara und Anthurium Scherzerianum.

Bielstein (1914) findet, daß die großen Kristalle von Iris ohne Hülle im Zytoplasma liegen.

Zeitlebens von Zytoplasma umschlossene Kalziumoxalatkristalle sind wahrscheinlich in Parenchymzellen häufig, aber auch in Oxalatzellen zu finden; im Alter umhüllte Kalziumoxalatkristalle scheinen meist von allem Anfang an eine Hülle zu besitzen. Ich habe einige nicht umhüllte Kristalle bezüglich ihrer Lage im Zytoplasma untersucht.

Die Drusen führenden Oxalatzellen des Blattstiels von Rheum officinale.

Die Oxalatzellen sind meist kleiner als die sie umgebenden Parenchymzellen. Die Drusen eines im September gesammelten ausgewachsenen Blattstiels hatten einen Durchmesser von etwa 90 μ, die Oxalatzellen zeigten im Längsschnitt die Dimensionen 160 μ : 300 μ. Wurden Schnitte vertikal gedreht, so bewegten sich die Drusen unverletzter Zellen leicht und schnell.

Bei genauer Untersuchung konnte man an den Drusen lebender Oxalatzellen farblose Körnchen erkennen. Wendete man die Osmiumsäure-Jodjodkalium-Salzsäure Methode an, so blieben nach Lösung der Druse Stückchen homogener feiner Häutchen oder nur feine unregelmäßige Körnchenmassen zurück, welche der Druse angesessen hatten. Eine scharf konturierte Hülle hatte die Druse sicher nicht, sie schien von Zytoplasma umhüllt zu sein. Feine Verbindungsfäden zwischen Wandbelag und Druse sah ich niemals.

Um über den Bau des Protoplasten genauere Kenntnis zu erlangen, wurde Material 2 Tage mit mittlerer Flemming'scher Lösung, welche auch das Oxalat löst, fixiert, dann in Paraffin eingebettet, geschnitten und nach Heidenhain (hierbei sind die Oxalatkristalle auch in dem Eisenalaun löslich) gefärbt (Arth. Meyer, Erst. mikr. Prakt. 1915, S. 200 und 201). Es zeigte sich folgendes:

Das Material wurde entweder vor und während der Fixierung in der normalen Lage gehalten, welche es an der Pflanze besaß, oder es wurde um 180° gedreht und in dieser Lage fixiert. Bei der Untersuchung fanden wir dann immer, daß die Drusen mit ihren Spitzen auf der Seite der Zellwand ruhten, welche bei der Fixierung dem Erdmittelpunkt zugekehrt war. Die Drusen selbst waren herausgelöst, an ihrer Stelle lag eine aus Zytoplasma bestehende Hülle, deren Innenseite ein vollkommener Abdruck der

Drusenoberfläche war (Fig. 125). Die Hülle war anscheinend durch Schrumpfung verkleinert, bei schwacher Differenzierung der nach Heidenhain gefärbten Schnitte stark gefärbt und besaß an körnchenfreien Stellen eine Dicke von 0,2—0,3 μ. Locker verteilt lagen in ihr bis ungefähr 1 μ große Körnchen. Die Zytoplasmahülle der Drusen lag aber nicht frei in der Zelle, nur durch den Belag der Drusenspitze mit dem Wandbelag verbunden, sondern sie war durch einen ungefähr 10—15 μ langen, 3—4 μ dicken Zytoplasmastrang mit dem sehr dünnen, höchstens 1,5 μ dicken Zytoplasmawandbelag verbunden. Gewöhnlich bildete dieser nach der Basis geneigte Strang mit der vertikal gerichteten Membranseite einen

Fig. 125. Untere Hälfte einer Oxalatzelle aus einem Längsschnitte durch den normal orientierten Blattstiel von Rheum officinale. Kontrahierte Zytoplasmahülle einer gelösten Oxalatdruse, Zytoplasmabelag mit Zellkern, Trophoplasten und ergastischen Körnchen. Vergr. 1250

spitzen Winkel. Es scheint so, als ob die von Zytoplasma umhüllte Druse auch dann, wenn sich die Zelle in normaler Lage an der Pflanze befindet, durch einen kürzeren oder längeren, zähflüssigen Zytoplasmastrang, der sich seitlich von ihr an den Zytoplasmawandbelag ansetzt, verbunden sei und beim Umdrehen der Zelle, am Strang befestigt, am Wandbelag hinabglitte.

Ganz ähnlich wie die Kristalle des Rheumblattstiels scheinen sich die der Oxalatzellen des Laubblattes von Datura stramonium zu verhalten, welche meist der Palisadenschicht angrenzend im Schwammparenchym liegen. Sie sind fast isodiametrisch, besitzen jedoch kurze Arme. Ihre Zellwand ist von einem Zytoplasmabelag bedeckt, welcher ebenso viele Chloroplasten führt wie die Schwammparenchymzellen. In jeder Zelle liegt eine Oxalatdruse,

welche mindestens den halben Durchmesser der Zelle hat und sich bei Vertikaldrehung der Schnitte meist langsam abwärts bewegt.

Die Kristallsand führenden Oxalatzellen des Markes von Sambucus nigra.

Die Achse von Sambucus führt zahlreiche Oxalatzellen in Rinde und Mark. Diese enthalten scharfkantigen Kristallsand, zum Teil aus unregelmäßigen Vierflächnern von recht verschiedener Größe (meist etwa 6 μ) bestehend. Es wurden hauptsächlich die Oxalatzellen der Mitte des Markes untersucht.

Die ersten Anfänge der Kristallklumpen sind schon ungefähr 0,8 mm unter dem Vegetationspunkt zu finden. Etwa 1 mm unter dem Vegetationspunkt haben die Oxalatzellen einen Durchmesser von ungefähr 30 μ, ebenso die Parenchymzellen. Im Längsschnitt der Achse sind sie etwas quergestreckt. Die in ihnen liegenden Klumpen des Kristallsandes sind erst 18 μ groß. Die Oxalatzellen wachsen langsamer als die Parenchymzellen und nicht so lange; schon in einem Internodium von 6 cm Länge waren sie ausgewachsen, während sich die Parenchymzellen weiter vergrößern, bis das Internodium bei ungefähr 12 cm Länge sein Wachstum einstellt. Sie füllen sich bald fast völlig mit Kristallsand, dessen Volumen sich mit dem Zellwachstum stetig vergrößert.

Auch da, wo ausnahmsweise eine Oxalatzelle nicht ganz von dem Kristallsandklumpen erfüllt war, bewegte sich dieser bei Vertikaldrehung der Oxalatzelle nicht merklich.

Behandelte man die Oxalatzellen mit Jodjodkalium und Salzsäure, so blieb von dem Klumpen eine braune Masse übrig. Ob sie bloß aus Zytoplasma bestand oder auch Hüllen enthielt, konnte man nicht entscheiden.

Vorzüglich zur Entscheidung der Frage, ob Hüllen vorhanden seien, oder die Kristalle nackt im Zytoplasma lägen, wurden noch folgende Untersuchungen angestellt. Es wurde mit Flemming'scher Lösung fixiertes und in Paraffin eingebettetes Material von dem 2. und 4. Internodium einer Sproßspitze geschnitten. Die Schnitte, in denen meistens die Kristalle noch ungelöst waren, wurden mit Methylviolett gefärbt. Es zeigte sich dann, daß der Kern in einer besonders kräftig gefärbten peripheren wandbelagähnlichen Partie des Zellinhaltes lag. Die von dieser Partie umhüllte, den übrigen Raum vollständig erfüllende Kristallsandmasse ließ zwischen sich keine gefärbte Zytoplasmamasse erkennen. Ferner wurde ein Präparat kräftig mit Jodjodkalium gefärbt und mit 0,5proz. Salzsäure behandelt. Es trat jetzt eine homogene Zytoplasmamasse hervor, in der die Kristalle so dicht gelagert waren, daß die zwischen den Kristallen befindlichen Zytoplasmalamellen ungemein zart und dünn ausfielen. Der Kern fand sich auch in diesen Präparaten stets der Zellwand anliegend, und auch hier erschien eine periphere Schicht körnig und stärker gefärbt. Zuletzt wurden die Präparate nach Heidenhain gefärbt, wobei, wie gesagt, das die Oxalatkristalle einhüllende Zytoplasma als zarte, kontrahierte, die Kristallhöhlen nur selten erkennen lassende, schwach gefärbte Masse hervortrat. Die Kerne lagen wieder der Wand angeschmiegt, die Zytoplasmamassen hatten

sich immer zurückgezogen, so daß sie von der Zellmembran weit abstanden. Nach diesen Beobachtungen scheint es möglich, daß der ganze Protoplast gleichmäßig das Zellinnere erfüllt, und daß die zentrale Zytoplasmamasse durch die darin wachsenden Kristalle formiert ist, und der Kern mit den ergastischen Gebilden, vielleicht auch Chromatophoren, nach der Peripherie gedrängt sind. Ein genaues morphologisches Verständnis der Kristallsandzellen wird aber nur eine genaue Untersuchung der Entwicklung der Kristallzellen geben können, denn es wäre möglich, daß in einem gewissen Entwicklungszustand der Zelle ein zentrales Zellsaftant gebildet würde, in welches sich eine anfangs seitlich liegende, die wachsenden Kristalle einschließende Zytoplasmamasse hineinstülpte. Diese könnte immer von dem Wandbelag getrennt bleiben, wenn sie sich demselben auch dicht anschmiegte, sie könnte aber auch zuletzt mit dem peripheren Wandbelag verschmelzen. Sicher ist, daß die Kristalle ohne ergastische Hülle im Zytoplasma wachsen.

Scheinbar im Zellsaft wachsende Kalziumoxalatkristalle von Tradescantia discolor.

Ob Kalziumoxalatkristalle frei im Zellsaft zu entstehen und zu wachsen vermöchten, wußte man bisher nicht. Nur das Vorkommen von Kalziumoxalatkristallen in den zu Aleuronkörnern werdenden Vakuolen (Wakker 1888, S. 458, Taf. 15, Fig. 4) konnte man als dafür sprechend betrachten, doch weiß man nicht, ob sie dort nicht zuerst im Zytoplasma wachsen und dann vom Zellsaft umgeben werden.

Zimmermann (1887, S. 102) sagt: „Im anderen Fall dürften jedoch die Kalziumoxalatkristalle im Zellsaft entstehen.“ Er sagt ferner: „An den Kristallen des Blattes von Tradescantia discolor konnte ich z. B. keine Spur einer protoplasmatischen Umhüllung finden.“

Kohl (1889, S. 38) schreibt: „Anderseits sind Drusen im Zellsaft beobachtet worden in den Drusenhaaren von Nicotiana longiflora, Einzelkristalle im Zellsaft von Vaucheria, von Acanthaceenhaaren, von Wurzelhaaren von Trianaea bogotensis usw.“

Wakker's Untersuchungen (1888) kommen für unsere Frage nicht in Betracht, denn sein Ausspruch (S. 444): „Die Kristalle werden in allen Fällen in Vakuolen gefunden —“ sagt nichts darüber aus, ob die Kristalle im Zellsaft oder direkt im Zytoplasma, also in einer Oxalatvakuole, entstehen.

Wenn das Vorkommen von Kalziumoxalatkristallen in Zellsaftanten anerkannt wird, so ist über den Ort ihrer Entstehung und ihres Wachstums noch nichts ausgesagt. Es liegt ja für uns sehr nahe, anzunehmen, daß sie gleichsam zufällig aus dem flüssigen Zytoplasma in den Zellsaft gelangt seien. Schon Pfeffer (1881, S. 41) weist auf die Möglichkeit hin, daß: „Stärkekörner, Kristalle und dergleichen geformte Körper ihren Weg aus dem Protoplasma in den Zellsaft oder in umgekehrter Richtung finden könnten.“ Mir scheinen vorzüglich folgende Fälle für frei im Zellsaft liegendes Kalziumoxalat möglich zu sein. 1. Die Kristalle entstehen und wachsen im Zellsaftant. 2. Sie werden im Zytoplasma angelegt,

dann in den Zellsaft hinein ausgestoßen, in dem sie weiter wachsen. 3. Sie werden im Zytoplasma fertig ausgebildet, dann in den Zellsaft ausgestoßen. 4. Sie wachsen im Zytoplasma aus, dann wird um sie Zellsaft gebildet. (Die Oxalatvakuole verwandelt sich in eine Kalziumoxalatkristalle enthaltende Zellsaftvakuole).

Ich habe mir zuerst nur einen Fall des Vorkommens von Kalziumoxalatkristallen in Zellsaftanten genauer angesehen und will denselben kurz behandeln.

Die in den Zentral-Zellsaftvakuolen der Wasserparenchymzellen von Tradescantia discolor vorkommenden Kalziumoxalatkristalle.

Die Laubblätter von Tradescantia discolor besitzen unter der Epidermis der Blattoberseite ein 1 bis 4 Zellagen dickes Wasserparenchym. Wir berücksichtigen nur die direkt unter der Epidermis liegenden Wasserparenchymzellen. Sie sind etwas verschiedenartig gestaltet, meist ungefähr isodiametrisch, bei einem ungefähren Durchmesser von 170 μ.

Über den Bau ihres Protoplasten unterrichtet man sich am besten dadurch, daß man Flächenschnitte des Blattes, welche Wasserparenchym und Epidermis abtrennen, letztere nach unten, auf dem Objektträger zuerst mit Osmiumsäure behandelt, dann konzentriertes Jodjodkalium (3gJ, 3gKJ, 20gH_2O) zusetzt, bis die Schnitte dunkelbraun sind und schließlich 5proz. Salzsäure durchzieht, während des Zusatzes der Salzsäure beobachtend. Man erkennt dann, daß eine Zentralzellsaftvakuole mit einem höchstens 0,5 μ dicken Zytoplasmawandbelag vorhanden ist, in welchem Zellkern und Trophoplasten liegen. Nicht selten ziehen sehr zarte, meist nur 0,5 bis 0,7 μ dicke Zytoplasmafäden durch die Zellsaftvakuole, oder es ist wohl auch einmal der Kern an solchen Fäden in der Mitte der Vakuole aufgehängt.

Viele der Zellen führen Kalziumoxalatkristalle, und zwar kommen 3 Sorten von Kristallen vor: 1.) 2 bis 10 μ lange wetzsteinförmige, 2.) bis 20 μ lange biskuitförmige Trichitendrusen, 3.) große achtflächige Doppelpyramiden und säulenförmige Kristalle, welche durch Pyramiden zugespitzt sind. Bei unseren weiteren Untersuchungen berücksichtigen wir nur die unter 3.) genannten Kristalle, doch ist zu bemerken, daß sich bezüglich ihres Vorkommens im Protoplasten die Kristalle 1.) und 2.) wie die unter 3.) genannten verhalten. Letztere gehören dem tetragonalen System an, und es sind an ihnen die Pyramide oder diese mit dem Prisma kombiniert (P. ∞ P.) ausgebildet.

Die größten dieser Kristalle waren 20 μ lang (d. h. der Abstand ihrer Pyramidenspitzen betrug 20 μ) und 12 μ breit (d. h. die Grundkante der Pyramide war 12 μ lang). Bei Vertikalstellung der unter Deckglas in Wasser liegenden Präparate und Drehung derselben konnte man sich leicht überzeugen, daß alle Kristalle in der Zellsaftvakuole intakter lebender Zellen frei beweglich waren, also nicht im Zytoplasma, sondern im Zellsaftant lagen. Ebenso beweglich waren übrigens die Kristalle der Wassergewebszellen von Begonia venosa, Peperomia incana und tithymaloides.

In folgender Weise versuchte ich einigen Aufschluß über den Ort der Entstehung und das Wachstum der Kristalle zu erlangen.

Es wurden an Blättern verschiedenen Alters je in einigen Regionen die Dimensionen, welche die Wasserparenchymzellen im Flächenschnitt des Blattes zeigten und des in diesen Zellen jedes Schnittes liegenden größten Kristalls festgestellt. Zugleich wurde beobachtet, ob die Zellen eine zentrale Zellsaftvakuole besaßen, und ob die Kristalle in derselben frei beweglich waren. Die beifolgende Tabelle verzeichnet einige Resultate der Versuche.

Länge der Blattspr.	Region entfernt von der Basis	Dimensionen der Flächenansicht der Zellen in μ		Größe der Kristalle in μ		Bemerkungen
		Länge	Breite	Länge	Breite	
32 mm	2 mm	29	23	1,8	1,0	Kristalle sehr selten
32 „	6 „	69	49	3	2	
32 „	100 „	100	79	4,5	2,5	Krist. häufig.
5,5 cm	0 „	35	19			
5,5 „	3 cm	117	98	8	5	
5,5 „	4,5 „	132	109	8	7	
9,5 „	4,7 „	139	92	11	11	
9,5 „	7,4 „	138	125		10	
19 „	2 „	197	101	17	8	
19 „	3,5 „	168	106	17	10	
19 „	11 „	156	115	15	10	
19 „	17,5 „	139	105	12	9	
25 „	12,5 „	190	160	24	10	
25 „	8 „	135	123	20	10	

Zu dieser Tabelle ist zuerst zu bemerken, daß alle untersuchten Zellen eine Zentralzellsaftvakuole besaßen, und daß in dieser die Kristalle stets frei beweglich waren. Ferner fand es sich, wie die Tabelle zeigt, daß die 2 mm über der Basis des 32 mm langen Blattes liegenden Zellen die ersten Kristalle in nur wenigen Zellen des Schnittes erkennen ließen. Manche Zellen dieses Schnittes waren eben durch Teilung entstanden. Aus der Tabelle geht ferner, wenn man das oben Gesagte berücksichtigt, klar hervor, daß die Kristalle im frei beweglichen Zustand in der Zellsaftvakuole heranwachsen.

Danach können wir also sagen: Die Kristalle entstehen frei in der zentralen Zellsaftvakuole von Zellen, die eben durch Teilung entstanden und nun fortwachsen, und vergrößern sich, frei im Zellsaft liegend, während des Wachstums und nach dem Ausgewachsensein der Zelle noch weiter.

So einfach wie es in diesem Satz gesagt ist, scheint aber die Sache doch nicht zu liegen, da wir mit der Osmiumsäure-Jodjodkalium-Salzsäure-Methode fanden, daß die Kristalle mit einer Umhüllung versehen waren. In einer intakten Zelle eines ausgewachsenen Blattes zeigte z. B. ein auf der unten liegenden Zellwand lagernder Kristall von 8 μ Breite eine höchstens 0,5 μ dicke

Umhüllung, die durch das Jod intensiv braun gefärbt erschien. Sie muß mikrochemisch noch genauer untersucht werden..

Wenn man annimmt, sie bestände aus Zytoplasma, so könnte man sich vorstellen, der im Zellsaft entstandene Kristall sei bei seiner Lagerung auf dem Wandbelag vom Zytoplasma umflossen worden oder auch der Kristall sei von vorneherein im Zytoplasma gewachsen. So auf irgend eine Weise von Zytoplasma umhüllt, sei er dann beim Drehen der Zelle mit einer Zytoplasmahülle vom Wandbelag losgelöst worden. Man könnte dann auch annehmen, daß beim Vorkommen einer ähnlichen Loslösung in einer an der Pflanze befindlichen Zelle die Zytoplasmahülle des Kristalls schließlich wieder mit dem Zytoplasma-Wandbelag verschmelzen könnte.

Dafür, daß diese Auffassung richtig ist, spricht das Verhalten der Oxalatkristalle bei Stachys.

Die Zellen des Markes von Stachys germanica.

Die Parenchymzellen des Markes der Internodien erscheinen im Querschnitt der Achse annähernd kreisförmig, im Längsschnitt abgerundet rechteckig. Die Zellen, welche an der Pflanze in den in Ruhe befindlichen Organen sitzen, zeigen folgenden Bau. Sie besitzen ein großes zentrales Zellsaftant, welches von dem Protoplasten umgeben wird, der einen Wandbelag bildet, in dem Trophoplasten, der Kern und ein rundlicher Klumpen von dicht zusammengedrängten Kalziumoxalatnadeln liegen, denen oft ein oder zwei Achtflächner beigesellt sind.

Ich untersuchte im September einen Sproß, zwischen dessen obersten 6 Blattpaaren noch keine Internodien entwickelt waren. Es waren 9 Internodien folgender Länge vorhanden: 1 = 0,5 cm, 2 = 1,3 cm, 3 = 3 cm, 4 = 3,6 cm, 5 = 2,7 cm, 6 = 2,7 cm, 7 = 3,5 cm, 8 = 2,7 cm, 9 = 1,5 cm.

Außerdem wurde ein ganz altes, 10 cm langes, Internodium einer verblühten Achse untersucht, deren Markzellen tot waren.

Die Untersuchung in 4 Internodien des Sprosses und des 10 cm langen Internodiums ergab das Folgende:

Internodium	Länge cm	Querschnitt der Zelle μ	Höhe der Zelle μ	Durchmesser des runden Kristallklumpens i. μ	Längste Kristallnadel μ
1	0,5	59	21	13	10
2	1,0	67	28	16	12
3	3	72	48	18	16
7	3,5	82	50	18	18
10	10	145	89	18	17

Aus den Zahlen geht hervor, daß sich Länge und Breite der mittleren Markzellen mit dem Heranwachsen der Internodien vergrößern, der Durchmesser der Kristallklumpen und die Länge der Kristallnadeln zwar anfangs (bis zum Internodium 3) zunehmen, dann aber unverändert bleiben.

Der Durchmesser der Achtflächner betrug 3 – 22 μ.

Werden Schnitte vertikal gedreht, so bewegen sich die Kristallklumpen ganz langsam abwärts, wobei sie sich häufig etwas ausziehen, so daß manchmal ein Schweif von Einzelkristallen der fallenden Hauptmasse des Klumpens nachfolgt. Horizontal liegende Querschnitte durch die Achse zeigen die gerundeten oder ausgebreiteten Kristallklumpen auf der Mitte der unteren Zellwände.

Die Zellen des ältesten Internodiums waren tot, und die Kristalle, welche noch in einer Reihe von Zellen zu finden waren, lagen fest.

Genauer unterrichtete uns die Untersuchung der Zellen der mit Osmiumsäure-Jodjodkalium und Salzsäure behandelten und die der nach Heidenhain gefärbten Schnitte.

Nach der ersten Methode fanden wir, daß jede Oxalatnadel und jeder Achtflächner von einer durch Jod sich deutlich dunkler als das Zytoplasma färbenden homogenen Hülle umgeben ist. An diesen Hüllen saßen hier und da Körnchen, und Körnchen in Gruppen und Reihen fanden sich auch in mäßiger Zahl zwischen den Hüllen. Die behüllten Kristalle lagen ziemlich dicht, aber meist nicht bündelartig beieinander, staken mit einer ihrer Spitzen oft im Wandzytoplasma, nach der Zentralvakuole zu starrend, und berührten einander mehrfach seitlich. So hatte es den Anschein, als seien die Kristalle durch Fädchen körnigen Zytoplasmas, welches die Hülle überzog, seitlich miteinander und so auch mit dem Zytoplasmawandbelag verbunden. Mit dieser Auffassung in Übereinstimmung war die Tatsache, daß wir dicht über dem Klumpen manchmal ein Netz von feinsten körnigen Zytoplasmafäden sahen, welches dem oberen Teil der Zelle fehlte.

Ganz ähnliche Resultate ergab die Untersuchung der nach Heidenhain gefärbten Mikrotomschnitte, in denen ja die Kristalle gelöst waren. Von jedem nadelförmigen Kristall war eine Hülle übrig geblieben, welche bei starker Färbung sehr scharf hervortrat. Sie erschien homogen, besaß glatte Umrisse und die Form der Kristalle. Die Wanddicke dieser fixierten und deshalb geschrumpften Hülle betrug 0,15 μ. Niemals waren die Hüllen des Kristallklumpens in eine homogene Zytoplasmamasse eingebettet, sondern es wurden zwischen und an den Hüllen nur Körnchen, hie und da körnige Fädchen oder Körnermassen gesehen.

Auch hier konnten wir leicht einen Körnchen führenden Zytoplasmawandbelag von ungefähr 0,3—0,5 μ Dicke, in welchem Kern und Trophoplasten lagen, erkennen.

Fassen wir das Beobachtete zusammen, so verhalten sich also die kristallführenden Markzellen von Stachys folgendermaßen. Sie besitzen einen Kern und Trophoplasten führenden Zytoplasmawandbelag, welcher ein schleimfreies Zentralzellsaftant umschließt. In den an der Pflanze und in Ruhe befindlichen Zellen liegen auf dem Zytoplasmabelag der Unterseite Haufen locker gelagerter Kristallnadeln (manchmal auch zugleich einzelne kleine Achtflächner), deren Individuen oft mit einer Spitze im Zytoplasmabelag stecken, aber auch flach in ihm liegen können. Sie sind miteinander und mit dem Zytoplasmabelag auch durch Zytoplasma-

fädchen verbunden, welche sich an die wahrscheinlich alloplasmatische zarte Hülle der Kristalle ansetzen, die auch von gewöhnlichem Zytoplasma dünn überzogen sein wird.

Wird die Zelle gedreht, so fallen die Kristalle nicht durch die Zellsaftvakuole hindurch, sondern sie rutschen, gehalten durch Zytoplasmafädchen und Wandzytoplasma, an diesem hinunter, stets mit Zytoplasma in Verbindung bleibend.

Von diesem Fall der frei beweglichen Kristalle unterscheiden sich die Raphidenzellen, welche wir nun besprechen, nur dadurch, daß das Zentralzellsaftant sehr viel Schleim enthält, welcher die Kristalle in einer bestimmten Lage festhält.

Entwicklung und Bau der Raphidenzelle.

Frank (1866/67, S. 197), der die Raphidenzellen von Orchis untersuchte, sah in jungen Raphidenzellen einen den Zellkern führenden Zytoplasma-Wandbelag, der ein von Schleim umhülltes Raphidenbündel einschloß. In alten Zellen war der Protoplast verschwunden. Ebenso sahen Zacharias (Bot. Zeitung 1879, S. 642: Mesembryanthemum praepingue) und Johow (Untersuchung über die Zellkerne in den Sekretbehältern und Parenchymzellen der höheren Monokotyledonen; Dissert. Bonn, 1880. S. 9—21) nur Zellkern und Wandbelag. Allerdings sah letzterer, ohne zu einer klaren Beurteilung der Erscheinung zu gelangen, in den Raphidenzellen der Blütenschäfte von Orchis maculata schon (S. 21) Plasmahäutchen der Raphiden. Als ich 1886 die Raphidenzellen der Orchisknollen untersuchte, fand ich (S. 330), daß in noch jungen Zellen die Raphidenbündel an anastomosierenden Zytoplasmasträngen in der Mitte der Zelle aufgehängt und anscheinend von Zytoplasma umgeben waren. Die Zytoplasmastränge setzten sich in den den Kern enthaltenden Wandbelag fort. In alten Raphidenzellen konnte ich den netzartig gewordenen Zytoplasmabelag mit dem Kern und auch noch Trophoplasten führende Zytoplasmastränge sehen, konnte jedoch nicht endgültig über den Bau der Zelle ins Klare kommen. Hartwich (Archiv der Pharmazie 1890, S. 563) und Kohl (1899, S. 277) förderten die Frage nach dem Bau dieses ungünstigen Objektes nicht.

Fuchs (Unters. ü. d. Bau d. Raphidenzellen; österr. bot. Zeitschr. 1898, S. 324) untersuchte zahlreiche andere Raphidenzellen und wies in ihnen einen den Zellkern enthaltenden Plasmabelag nach. Er machte auch auf Wittlins (Bot. Zentralbl. 67, 1896, S. 130) Arbeit aufmerksam. Dieser beobachtete je eine Hülle um die einzelnen Kristalle und fand, daß die Hüllen Schultze's Gemisch länger widerstanden als eine Substanz, welche sie verband. Fuchs selbst prüfte die Hüllen mit negativem Erfolg auf Eiweiß mittels Salpetersäure und Millons Reagens und auf Zellulose. Die Hüllen der Rhapiden wurden übrigens schon 1846 (S. 98) von Payen entdeckt.

Besser als mir bei Orchis glückte Kohl (1899, S. 273) bei Hyacinthus orientalis und Vanilla planifolia der Nachweis, daß die Kristallbündel von Zytoplasma umgeben in der Mitte der Zelle an

Zytoplasmafäden aufgehängt seien. Er benutzte mit Safranin-Gentiana-Orange gefärbte Mikrotomschnitte zur Beobachtung. In Fig. 126 ist Kohl's Abbildung einer ganz jungen Raphidenzelle wiedergegeben. Über solche ganz junge Zellen sagt er: „In einem zwischen den Vakuolen verlaufenden Plasmastrange gewahrt man die ersten Raphidenanfänge; nicht in einer der deutlich sichtbaren Vakuolen, sondern im Zytoplasma entstehen die Raphiden, freilich auch in einer Vakuole, aber in einer, welche man nicht sieht, weil sie die Raphiden eng umschließt."

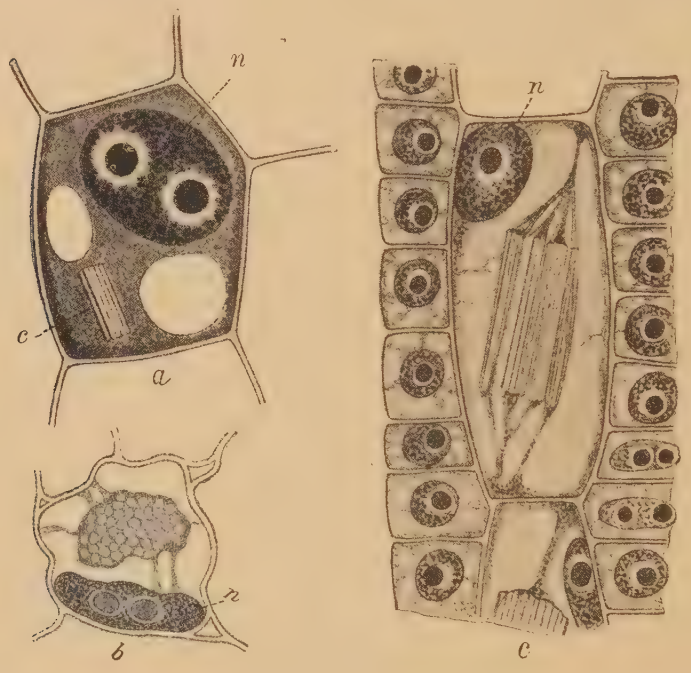


Fig. 126. *a* Jugendliche Raphidenzelle aus der Wurzel von Hyacinthus. Raphiden eben deutlich erkennbar, im Zytoplasma liegend. *b* Querschnitt durch eine ziemlich jugendliche Raphidenzelle von Hyacinthus. Das Raphidenbündel ist durchschnitten. *n* Zellkern. *c* Raphidenzelle von Hyacinthus. *n* Zellkern. Nach Kohl 1899, Taf. IV—V, Fig. 1, 21, 7.

In anscheinend etwas älteren Zellen, wie eine solche nach Kohl in Fig. 126 c abgebildet ist, findet er einen den Zellkern führenden Zytoplasma-Wandbelag, von dem aus zarte Zytoplasmastränge ausgehen, die in der Mitte der Zelle das von Zytoplasma umhüllte Raphidenbündel tragen. „Die einzelnen Raphiden sind lange Zeit hindurch von Plasmascheiden umhüllt; diese Scheiden verhalten sich bei jugendlichen Zellen gegen Reagentien und Tinktionsmittel wie das Plasma der Stränge und das Wandplasma."

Ich habe mich von der Richtigkeit der von Kohl gegebenen Zeichnungen an in Kollolith eingelegten Mikrotomschnitten von

mit Flemmings Lösung fixierten Wurzelspitzen von Scilla peruviana, die nach Heidenhain gefärbt waren, überzeugt. In den Schnitten waren die Kristalle gelöst, die Protoplasten gut gefärbt.

Schon in dem Vegetationspunkt nahe liegenden Raphidenzellen von 43 μ Länge und 21 μ Breite waren die 18 μ langen Bündel der Raphidenhüllen an sehr zarten Zytoplasmafäden in der Mitte der Zellen aufgehängt. Noch in 76 μ langen und 24 μ breiten Zellen waren die Verhältnisse die gleichen. Weiter oben im Schnitt fand ich nur noch ein paar Zellen von 144 μ Länge und 31 μ Breite, mit unregelmäßig gelagerten Raphidenhüllen von 21 μ Länge mit einer daneben liegenden homogen grauen Zytoplasmamasse. Alle übrigen Zellen zeigten keine Spur von Hüllen mehr. Es schien danach fast, als ob in den älteren Raphidenzellen die Hüllen verschwänden. Vorzüglich, um hierüber Klarheit zu erlangen, wurden die Raphidenzellen von Anthericum ramosum untersucht.

Die Raphidenzellen von Anthericum ramosum.

Die Raphidenzellen finden sich reichlich in der Wurzelhaube, fehlen dem Zentralzylinder und liegen im Peridrom in sehr langen Längsreihen. Wenn man eine solche Reihe untersucht, so findet man alle Entwicklungsstadien der Raphidenzellen nebeneinander. Die ersten Raphiden finden sich schon 400—600 μ von den Initialzellen des Peridroms entfernt. Eine junge Raphidenzelle, welche ein 6 μ langes Raphidenbündel enthielt, war 18 μ breit und 5 μ hoch. Etwa 8—12 Zellen höher setzte die Schleimbildung in den jungen Raphidenzellen ein. Ausgewachsene Raphidenzellen sind 50—60 μ breit und 150—450 μ lang. Wir suchten zuerst die Fragen zu entscheiden 1.) wie groß können die Kristalle vor dem Eintritt der Schleimbildung werden? 2.) wie weit wachsen die Kristalle nach der Schleimbildung noch heran? Es wurden zur Entscheidung der Fragen Längsschnitte der lebenden Wurzel 15 Minuten in eine Lösung von 10 ccm gesättigter Sodalösung und 0,5 g wasserlöslichen Corallins eingelegt, so daß sich der Schleim färbte, und dann wurde 1.) die Länge der größten Raphiden gemessen, welche in noch schleimfreien Zellen vorkamen und 2.) die Höhe und Breite schleimhaltiger Zellen aus verschiedenen Regionen der Wurzel und die Länge der größten Raphiden jeder gemessenen Raphidenzelle festgestellt.

Größe der Zelle		Länge der längsten Raphide des Bündels	Wurzelregion oberhalb des Vegetationspunktes
Länge (Höhe)	Breite		
Schleimfreie Raphidenzellen			
16	28	14	0,5 bis 1 mm
11	21	16	„
15	21	18	„
16	29	18	„
14	23	18	„
16	37	20	„
19	32	21	„

Größe der Zelle		Länge der längsten Raphide des Bündels	Wurzelregion oberhalb des Vegetationspunktes
Länge (Höhe)	Breite		
Schleimhaltige Raphidenzellen			
47	28	26	1 bis 3 mm
59	30	35	,,
59	31	36	,,
96	30	34	,,
118	32	31	5 bis 6 mm
168	30	26	,,
172	48	33	,,
183	53	35	,,
368	60	35	3 cm
397	62	32	,,
210	52	42	,,
293	53	40	5 cm
165	50	32	,,
232	63	31	8 cm
247	67	37	,,

Die beistehende Tabelle gibt zuerst die Resultate unserer Untersuchungen. Danach wachsen die Raphiden in schleimfreien Zellen höchstens bis zur Länge von 21 μ und verlängern sich während der Schleimbildung höchstens um das Doppelte, also auf 42 μ. Nach Erlöschen des Kristallwachstums kann sich die Raphidenzelle noch etwa um das Vierfache verlängern.

Die Raphiden lagen in den schleimfreien quergestreckten Zellen zum regelmäßigen Bündel geordnet quer zur Längsachse der Wurzel. Bei Beginn der Streckung der Raphidenzelle in der Richtung der Längsachse der Wurzel dreht sich das Bündel um 90 Grad und wird bei weiterer Streckung der Zelle unregelmäßig auseinandergezogen, so daß Bündel von kaum 40 μ langen Kristallen oft bis auf 130 μ ausgezogen werden.

Weiter suchten wir die Frage zu entscheiden: Bis zu welchem Alter der Raphidenzelle bleibt die Hülle der Raphide erhalten?

Zur Entscheidung der Frage wurde lebendes Material zuerst mit 2proz. Osmiumsäure, dann mit 5proz. Salzsäure und zuletzt mit konzentriertem Jodjodkalium behandelt. Es zeigte sich, daß die Hüllen der Raphiden noch in den ältesten Raphidenzellen (z. B. in einer Region, die 23 cm hinter der Wurzelspitze lag) erhalten waren.

Nach der Schleimbildung sieht man nicht selten den Zytoplasmawandbelag vakuolig netzförmig werden.

Zusammenfassend können wir folgendes sagen. Die Raphidenzelle enthält in den jüngsten Stadien einen fast einschlußfreien Protoplasten. Dann treten in ihrem Zytoplasma Bündel kleinster Raphiden und einzelne kleine Zellsaftvakuolen auf. Beide vergrößern sich; der Kern lagert sich mehr nach der Peripherie der Zelle; die Raphiden liegen in einer breiten Plasmabrücke. Durch Vergrößerung und Zusammenfließen der Zellsaftvakuolen, in denen nun Schleim auftritt, wird dann eine von dem den Kern und die meisten Trophoplasten führenden Zytoplasmawandbelag umschlossene zentrale Schleimvakuole gebildet, durch welche Zytoplasmafäden

ziehen, an welchen eine Zytoplasmamasse aufgehängt ist, die das Raphidenbündel enthält. Um jede Raphide ist schon während ihres Wachstums eine dünne, gegen Schwefelsäure resistente Hülle gebildet worden. Die Wand der fertigen Raphidenzellen besteht meist nur aus Kohlehydratlamellen; in manchen Fällen ist sie verkorkt (Zacharias 1879, S. 639; Rothert und Zalenski 1899, S. 35; Cedervan, Göteborgs Vetenskaps och Villerhetz Sammhäller Handlingar 19. Häftet, 1884).

Die Hüllen der Kristalle sind also schon an unerwachsenen Raphiden in noch jungen Zellen zu sehen, scheinen aber mit dem Alter der Zellen etwas dicker zu werden und bleiben in ältesten Zellen erhalten.

Als abgeschlossen dürfen wir die Kenntnisse über die Raphidenzellen keineswegs betrachten. Vorzüglich müßte die Frage, ob die Raphidenbündel auch in ganz alten Zellen noch an Zytoplasmafäden aufgehängt sind, an gefärbten Mikrotomschnitten entschieden werden.

Vorzüglich aber ist die Frage nach der Natur der Hülle völlig aufzuklären. Ich bin mit Rücksicht auf die Verhältnisse, welche bei Tradescantia und Stachys vorliegen, bis jetzt der Meinung, daß die Hülle alloplasmatischer Natur ist. Vielleicht würde diese Ansicht durch mikrochemische Untersuchung der Hüllen mittelst Enzymen, allgemeinen Eiweiß- und Korkreagentien noch gestützt werden können.

An die Raphidenzellen können wir die „Kristallzellen" Rothert's (Rothert und Zalenski 1899) anschließen, welche, wie Rothert (S. 147) selbst zeigt, durch Übergänge eng mit den Raphidenzellen verbunden sind. Die typischen „Kristallzellen" besitzen eine verkorkte Zellmembran (Eichhornia unverkorkt), enthalten keinen Schleim, im fertigen Zustand Gas, die Kristalle sind zweiseitig zugeschärft (Iris zugespitzt), im Querschnitt quadratisch (Raphiden sind rundlich). Von den Hüllen sagt Rothert (S. 36) zuerst: „Am häufigsten sind die Hüllen sehr zart, nicht besonders lichtbrechend. — Mit Jodreagentien färben sie sich nicht, in konzentrierter Schwefelsäure bleiben sie ungelöst." Danach scheinen sie wohl wesentlich mit denen der Raphiden übereinzustimmen. Allerdings sagt Rothert, sie unterschieden sich durch ihre Nichtfärbbarkeit durch Jod von den sich mit Jod deutlich gelb färbenden Raphidenhüllen. Er sagt aber weiter: „Bei vielen Pflanzen erreicht nun aber ein Teil der Hüllen, oft weitaus die meisten, eine größere Dicke und Derbheit. Diese derben Hüllen sind nun stets verkorkt." — Rothert schließt auf Verkorkung, weil die Hüllen sich mit Jodjodkalium und mit Chlorzinkjod bräunen, sich in Schwefelsäure nicht, in Kalilauge aber völlig lösen. Diese Reaktionen sind nicht genügend, um ihre Suberinnatur wahrscheinlich zu machen. Bei Iris germanica soll die Hülle ganz fehlen (S. 36 und Bielstein 1914).

Welchen Eindruck Rothert (1900, S. 87) bei genauerer Untersuchung der Kristallzellen der Pontederiazeen gewonnen hat, zeigt folgender Satz: „Aus der den Kristall überziehenden Plasmaschicht geht die homogene Hülle hervor, welche in fertigen Zellen jeden

Kristall umgibt. Sie entsteht schon bei Lebzeiten der Kristallzelle, wahrscheinlich aber erst, nachdem der Kristall sein Wachstum völlig eingestellt hat.“

Also auch über die Natur der Hüllen der Kristalle der Kristallzellen sind wir noch nicht völlig im klaren.

Im Alter der Sekretzellen durch Kohlehydrathüllen abgekapselte Kristalle.

In den Oxalatzellen vieler Pflanzenspezies werden die Einzelkristalle oder die Kristalldrusen zuletzt durch eine Kohlehydrathülle abgekapselt, die wie die Hülle der Sekrettropfen durch ein Stielchen oder mehrere solcher, durch „Zellulosebalken“, mit der Zellmembran verbunden wird (Rosanoff's Kristalle).

Sehen wir von den ganz unklaren Angaben Payen's (1846) ab, so war es Rosanoff, der solche Abkapselung zuerst beschrieb und zwar bei Kerria und Rizinus (1865). 1867 wurden sie von ihm weiter gefunden bei Nelumbium, Anthurium, Philodendron und Zykadeen. Danach beobachtete sie De-la-Rue (1869) bei Hoya, Pfitzer (1872) bei Citrus, Salix, Populus, Celtis, Fagus, Rhamnus, Acer, Platanus, Poulsen (1877) bei den Phaseoleen, bei Rosa, Höhnel (1877, S. 592) in Korkzellen von Quercus, Moore (1885) im Endosperm von Manihot Glaziovii, H. C. Müller (1890) bei Freycinetia und Pandanus, Wittlin (1896) bei Caesalpinia, Tilia, Robinia usw. Es ist also das Vorkommen der Abkapselung der Kalziumoxalatkristalle durch Kohlehydrathüllen häufig, und die Verbreitung dieses Vorganges wird sich bei weiterem Nachsehen wohl als recht groß herausstellen.

Bezüglich der Entwicklungsgeschichte der Kristallhüllen (Citrus) sagt zuerst Pfitzer (1872), daß der Kristall im jungen Zustand im „Plasmaschlauch“ liege. Eine Hülle entstehe erst, nachdem die Verdickung des dem Blattinnern zugekehrten Teiles der Zellmembran begonnen habe. Die Hülle sei zuerst sehr dünn. „Die Zellulosehülle des Kristalls zeigt eine Zunahme ihrer Dicke und wächst den Wucherungen der Zellwand entgegen.“

Hier und anderswo ist das Verhältnis der Kristalle zum Zytoplasma nicht genau geschildert. Wittlin's (1896) Angaben und Abbildungen sind, soweit sie den Protoplasten betreffen, unklar. Er behauptet jedoch, die Kristalle entständen im „Protoplasma“. Auch Calabro (Malpighia 1886, S. 172) sagt, sie entständen frei im Innersten des Protoplasmas.

Kohl (1889, S. 89) behauptet, alle umhüllten Kristalle seien in der Jugend ohne Hülle, lägen frei im Zytoplasma.

Wie Pfitzer beobachtete auch Kohl (1889, S. 80), daß zuerst Umhüllung der Kristalle, dann Anheftung der Hülle an die Zellmembran erfolgt. Calabro (1886), Hans Carl Müller (1890) und Guttenberg (1902, S. 859) machen gleiche Angaben und Wittlin (1896) führt unter seinen „Oxalatkristallen mit einer Hülle im Innern der Zelle ohne Balkenbildung und nicht mit Zellmembran verwachsen“ auch Kristalle mit Zellulosehülle (Vanilla) an.

Von der Hülle der Kristalle wird mehrfach angegeben, daß sie aus reiner oder verholzter Zellulose bestehe (Calabro [1886],

H. C. Müller [1890], Wittlin [1896, S. 68, 70], Guttenberg [1902, S. 859]), das heißt aber meist nur, daß sie sich entweder direkt oder nach Behandlung mit Schultze's Gemisch durch Chlorzinkjod blau färbe. Höhnel's (1877, S. 592) Angabe, daß die Hülle der Oxalatzellen des Korkes von Quercus ruber verholzt seien, basiert nicht auf der Anilin- und Phenol-Salzsäure-Reaktion.

Die Drusen führenden Oxalatzellen des Achsenperidroms von Raphidophora decursiva Scott.

Vorzüglich, um das Verhältnis der Drusen und Hüllen zum Protoplasten kennen zu lernen, studierte ich die Oxalatzellen einer Monsteree. Kohl hatte schon Monstera deliciosa (Philodendron pertusum) und Philodendron argyraeum untersucht.

Im 10., auch schon im 2. Internodium von etwa 2,5 cm Dicke unterhalb des jüngsten ausgewachsenen Blattes lagen 40—70 μ große Drusen. Jede der ungefähr isodiametrischen Oxalatzellen, die bedeutend kleiner waren als die sie umgebenden Parenchymzellen, wurde meist zu $^2/_3$ von je einer Druse ausgefüllt.

Als ich Schnitte des Peridroms vertikal stellte und drehte, blieben die Drusen ruhig liegen.

Nach Behandlung der Präparate mit Jodjodkalium und 5proz. Salzsäure blieb eine Hülle von ungefähr 0,5 μ Dicke, welche die Oberfläche der Druse genau abformte. Mehrfach beobachtete ich an ihr ein in seiner Achse schwächer lichtbrechendes, vielleicht hohles Stielchen. Fig. 127 entspricht den beobachteten Verhältnissen.

Fig. 127. Hülle der Druse von Philodendron argyraeum. Kohl 1889, Fig. 1, Taf. II.

Die Hülle färbte sich mit Chlorzinkjod bräunlich, mit Anilin und mit Phlorogluzin blieb sie ungefärbt. Der Protoplast bildete einen Wandbelag, in dem ich oft den Kern, auch manchmal Trophoplasten fand. Da Kohl (1889) in mehreren Oxalatzellen von Anthurium Scherzerianum den Zellkern an der gestielten Hülle der Drusen liegen sah (Fig. 5k, Taf. II), so ist bewiesen, daß sie noch vom Zytoplasma umschlossen ist.

In dem untersten, dem von der Basis des jüngsten entwickelten Laubblattes umschlossenen Internodium, welches 13 mm dick war, lagen nur etwa 22 μ große Drusen. Obgleich sie sich bei der Drehprobe als festliegend erwiesen, konnte an ihnen mit Salzsäure keine ergastische Hülle nachgewiesen werden. Wenn sie vorhanden war, hatte sie keine mikroskopisch erkennbare Dicke.

Die Zellen besaßen einen Zytoplasmawandbelag, von dem aus sich ein dicker, kurzer Protoplasmastrang nach der Druse zog, wohl auch noch, vorzüglich wenn die Drusen exzentrisch lagen, noch einen dünnen Zytoplasmafaden, welcher Wandbelag und Druse verband. Der Kern lag im Wandbelag oder auf der Druse, und nach deren Lösung blieb ein durch Jod bräunlich färbbarer, körniger oder homogener, aber ungleichmäßiger, zusammensinkender Belag der Druse zurück, der Zytoplasma sein konnte.

In noch jüngeren Internodien waren die Verhältnisse in den anfangs schnell heranwachsenden Drusenzellen die gleichen.

Das Verhältnis des Protoplasten zu dem Kristall ist hier also ganz so wie es Rothert (1900) für die ältere Oxalatzelle (Kristallzelle) von Eichhornia speciosa abbildet (Fig. 128). Der Kristall ist mit einer Hülle versehen. Es ist ein Wandbelag vorhanden, in welchem Trophoplasten liegen. Die Hülle ist ebenfalls mit einem Zytoplasmabelag versehen, in welchem Kern und Trophoplasten liegen. Vorzüglich an dem einen Ende der Zelle berühren sich beide Beläge in einer größeren Zytoplasmamasse. Zwischen den Belägen findet sich Zellsaft.

Fig. 128. „Eichhornia speciosa. Große, ausgewachsene, noch lebende Kristallzelle, mit JJK und HCl behandelt. Hülle des Kristalles zart, aber scharf; nur an den Enden, wo der Kristall mit dem wandständigen Plasma in Berührung stand, ist keine Hülle sichtbar. Abgesehen von den Enden der Zelle, bildet das Protoplasma nur noch einen ziemlich dünnen (durch Alkoholwirkung), etwas kontrahierten Wandbeleg; an der Kristallhülle lassen sich nur einzelne anhaftende Körnchen erkennen. Die dunklen Körnchen sind Stärke. Die Nachbarzellen sind an Plasma und Stärke bedeutend ärmer.“ W. Rothert (1900), Taf. IV, Fig. 28. Vergr. 312fach.

C. Tierische Abfallante.

a. Die Sterinante.

Sterine sind hochmolekulare, wasserstoffreiche, ungesättigte Alkohole, die den Polyterpenen nahestehen und keinen Benzolring enthalten. Wir kennen tierische (Cholesterine) und pflanzliche (Phytosterine) Sterine. Die Verwandtschaft mit den im Pflanzenreich eine große Rolle in den Sekreten spielenden Terpenen weist schon auf die Sekretnatur der Sterine hin. Sie sind Abfallstoffe, welche im Zytoplasma aller Zellen verbreitet zu sein scheinen. Über die Verbreitung der Sterine bei Tieren findet man Angaben bei Welsch (1909), Aschoff (1910, S. 7), Windhaus (1911), über Pflanzen geben Welsch (1909), Glikin (1912, S. 340) und Czapek (1913, S. 793) Auskunft.

Das physiologische Verhalten der Sterine der Pflanzen spricht durchaus dafür, daß die Sterine keine Gebrauchsstoffe sind. Bei Dunkelkeimung der Samen nimmt die Menge der Sterine sehr stark zu (Schultze und Barbieri, Journ. f. prakt. Chemie, 25, 1882, S. 159), und sie sitzen auch in den Samenschalen, die abgeworfen werden. Keine Tatsache der tierischen Physiologie kann als Beweis dafür angeführt werden, daß die Cholesterine Gebrauchsstoffe sind, genügendes spricht dafür, daß sie für die Lebensvorgänge der Zelle unbrauchbare Abfallstoffe sind. Levites (Zeitsch. f. physiol. Chemie 57, 1908, S. 46) konnte beim Hund eingeführtes Cholesterin fast quantitativ wiedergewinnen und Dorée und Gardner (Proc. of. the Roy. Soc. Ser. B. 81, 1906, S. 109) finden, daß an Kaninchen, Katzen und Hunde verfüttertes Cholesterin zum Teil mit dem Kot ausgeschieden wird. Bei den Säugetieren scheint die Leber hauptsächlich das als schwer angreifbares Abfallsprodukt der Zellarbeit ent-

stehende Cholesterin zu übernehmen und zur Zerstörung und Ausscheidung abzugeben. Wo es erkrankten Organen nicht gelingt, dieses Sekret abzuführen oder zu zerstören, häuft es sich in Antenform an. Literatur über das Verhalten der Sterine im Stoffwechsel findet man z. B. bei Glikin (1912, S. 112), Bang (1911 S. 21), Literatur über Bedeutung der cholesterinhaltigen Öltropfen bei Karwicka (1911, S. 482). Trotzdem das Cholesterin ein Abfallstoff ist, kann es doch selbstverständlich von dem Organismus der Tiere zu ökologischen Leistungen herangezogen werden. So kann das Cholesterin durch Bindung von Giften (Literatur bei Glikin 1912, S. 115 und Bang 1911, S. 140) wirken.

In pflanzlichen Zellen sind bis jetzt keine Öltropfen nachgewiesen worden, welche der Hauptsache nach oder größeren Teils aus Sterinen bestehen, wohl aber in tierischen.

Doppeltbrechende Öltropfen, die vermutlich meist Cholesterin enthalten, kommen in den Zellen des Menschen vor. Sie sind in gesunden (siehe Karwicka, 1911, S. 469), in größeren Mengen in erkrankten Zellen gefunden worden. Eine Zusammenstellung der Fundorte findet man bei Aschoff (1910, S. 21) und Karwicka (1911, S. 452). Sie liegen in lebenden Zellen stets im Zytoplasma und kommen vom kleinsten Durchmesser bis zu dem Durchmesser der Lymphozyten vor. Sie sind leicht löslich in Chloroform, Xylol, Aceton, Benzin, Äther, schwerer in absol. Alkohol, nicht löslich in Natronlauge, Essig-, Schwefel- und Salzsäure. Durch längere Behandlung mit 30proz. Kaliumbichromat werden die Öltropfen der Nebennierenrinde usw. in Fettlösungsmitteln unlöslich (Ciaccio), ähnlich aber auch Fettropfen (Karwicka 1911, S. 442). Sie färben sich alle mit Sudan und Nilblau und werden bei Anwendung von Altmann's Methode geschwärzt.

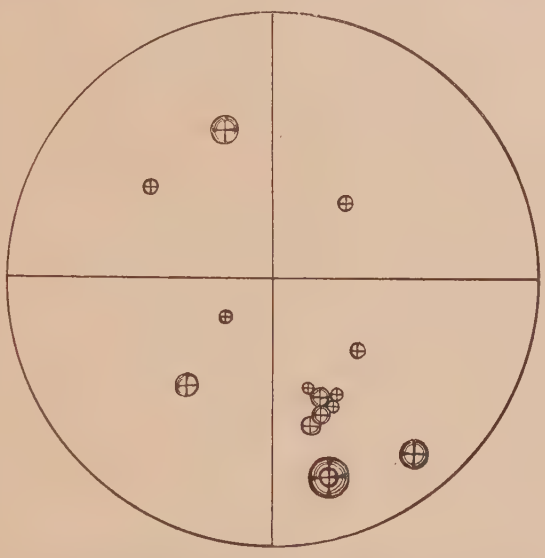


Fig. 129. Doppeltbrechende Öltropfen aus einer Hypophyse (Hirnanhang) im Polarisationsmikroskop. Schwarzes Kreuz, dessen Arme parallel den Polarisationsebenen stehen. Nach Karwicka (1911, Textfig. 2).

Die Doppeltbrechung (siehe Fig. 128 *A*) der Tropfen geht bei leichtem Erwärmen verloren (Rocchi sagt, daß die sich mit Nilblau rot färbenden bei 45 Grad die Doppeltbrechung verlieren), um beim Erkalten derselben mit einem bunten Farbenkreuz wieder aufzutreten, welches nach und nach wieder grau wird. Beim Liegen in Formol, in Lävulose oder Glyzerin und beim Austrocknen

kristallisieren sie (auch Karwicka 1911, S. 440). Sie sind verschiedenartig zusammengesetzt.

Panzer (Zeitschr. f. physiol. Chemie 48, 1906, S. 519 und 54, 1907/08, S. 209) hat aus Niere und Mesenterium, welche doppeltbrechende Öltropfen enthielten, Cholesterinester isoliert, deren Säuren wahrscheinlich Öl-, Palmitin- und Stearinsäure waren. Ähnliche Ester hat Pringsheim in Xanthomen und Rosenheim in Nebennieren gefunden. Dann hat Aschoff mit Windhaus die Öltropfen der Amyloidnieren genau untersucht. Windhaus (Aschoff 1910, S. 25) hatte makrochemisch 2 Nieren untersucht und fand in der einen, welche viele doppeltbrechende Tropfen enthielt, 0,6% freies Cholesterin und 2,79 % Cholesterinester, in einer anderen mit wenig doppeltbrechenden Tropfen 1,36% freies Cholesterin und 0,45% Cholesterinester in der Trockensubstanz. Das deute darauf hin, daß in den Tropfen viel Cholesterinester enthalten sei.

Die aus den Nierenzellen isolierten doppeltbrechenden Tropfen färbten sich ähnlich mit Nilblau wie Tropfen von Neutralfett und nahmen keine braune bis violette Farbe mit Formaldehyd-Schwefelsäure an. Letzteres Reagens färbt nach Golodez (Chemiker-Zeitung Nr. 14, 1908) Lösungen, die freies Cholesterin enthalten. Die Cholesterinester, die aus der Niere erhalten worden waren, verhielten sich gleich, und es zeigte sich, daß diese Cholesterinester, vorzüglich, wenn zu ihrer Emulsierung etwas Seife zugesetzt worden war, mit Leichtigkeit Emulsionen doppeltbrechender Tropfen gaben. Unter

1. Phosphaditen,
2. Seifen der Olsäure,
3. Cholesterinester,
4. Lösungen des Cholesterins in Phosphaditen, Fettsäuren, Fetten,
5. Lösungen der Cholesterinester in Fetten,

welche alle doppeltbrechende Tropfen liefern können, waren die Cholesterinester die geeignetsten zur Erzeugung solcher Tropfen.

Daraus darf nun Aschoff wohl schließen, daß die doppeltbrechenden Tropfen der Amyloidniere vorwiegend oder allein aus Cholesterinestern bestehen.

6. Die Zellsaftante.

A. Die Zellsaftante der Pflanzen.

Unter Zellsaftanten wollen wir alle nur ergastische Stoffe enthaltende Ante wässeriger Lösung verstehen, welche im Zytoplasma auftreten.

Zellsaftvakuolen nennen wir diese Ante besser nicht. Hofmeister hielt (Pflanzenzelle, 1867, S. 5) Vakuole und Inhalt gut auseinander; neuere Autoren, z. B. Küster (Handb. d. Naturw., Jena 1914, S. 55) Lotsy (Vorträge, Jena 1907) tun das nicht. Küster sagt: „Alle Zellsaftansammlungen im Zytoplasma heißen Vakuolen.“ Wie früher gesagt, nennen wir hier jede mit einem ergastischen Gebilde erfüllte Höhlung des Zytoplasmas eine Vakuole und können die Zellsaftante enthaltenden Vakuolen als Zellsaftvakuolen bezeichnen.

In den Vordergrund unserer Betrachtungen stellen wir die optisch homogenen Zellsaftante einkerniger Zellen und schließen an sie die oft mehrere Kubikzentimeter großen Zellsaftmassen mehrkerniger Zellen an. Auch Zellsäfte, welche mehr oder weniger Schleim gelöst enthalten, rechnen wir zu den optisch homogenen Zellsäften. Zellsäfte, die wenige bis sehr zahlreiche wasserunlösliche Ante enthalten, bezeichnen wir als optisch inhomogene Zellsäfte; diejenigen mit sehr zahlreichen wasserunlöslichen Anten werden Milchsäfte genannt.

Den Inhalt der typischen pulsierenden Vakuolen wollen wir hier nicht besprechen.

Wir stellen die Zellsaftante deshalb an das Ende dieses Kapitels, weil sie sowohl Gebrauchsstoffe als Abfallstoffe enthalten können.

a) Optisch homogene Zellsaftante einkerniger Zellen.

Die Neubildung von Zellsaftanten. Genau wie andere ergastische Einschlüsse können auch die Zellsaftante an jeder Stelle des Zytoplasmas entstehen. Keine Tatsache zwingt uns zu der Annahme, daß sie nur in besonderen Organen gebildet werden können, die im Zytoplasma liegen, wie DE VRIES (1885, S. 486, 489, 469) und WENT (1888, S. 343) sie machen. DE VRIES taufte die hypothetischen Organe Tonoplasten. Aber auch von alloplasmatischen Gebilden, die längere oder kürzere Zeit vor den Zellsaftanten da sein könnten, wissen wir nichts.

Daß Zellsaftante durch die Tätigkeit des Zytoplasmas neu gebildet werden können, daß sie neu entstehen können, ist nicht leicht zu beweisen. Ich habe aus der Spore austretende Keimstäbchen der Bazillusarten oft völlig homogen gefunden und konnte dann stets die Entstehung von Zellsaftvakuolen beobachten (ARTH. MEYER 1912, S. 199). Vielleicht sind auch größere in Nährlösung angeschwollene Pilzsporen noch zellsaftvakuolenfrei, und man könnte dann sicher bei der Keimung auch Zellsaftante entstehen sehen.

Daß Vakuolen, in welche Flüssigkeit ausgeschieden wird, neu entstehen können, zeigte PFEFFER (1890, S. 213). Er brachte Plasmodien 6—20 Stunden in eine gesättigte Asparaginlösung, in welcher Asparaginkristalle lagen. Diese Kristalle wurden in das Zytoplasma der Plasmodien aufgenommen, und als dann die Asparaginlösung durch Wasser ersetzt wurde, bildeten sich da, wo die Asparaginkristalle lagen, unter Lösung dieser, Flüssigkeitsante. NĚMEC hat (1900, S. 6) eine ähnliche, aber wenig klare Beobachtung bei Plasmolyse von Pollenkörnern gemacht.

Freilich könnten die Kristalle in schon vorhandene kleine Zellsaftante hineingeraten sein, die sich bei Lösung des Kristalls nur vergrößert hätten.

Wie besonders WENT's (1888) Untersuchungen wahrscheinlich gemacht haben, enthalten alle nicht ruhenden Protoplasten der Pflanzenzellen kleinere oder größere Zellsaftante. Nur in den Spermatozoiden der Charazeen und höheren Kryptogamen konnte WENT (1888 und 1890, S. 360) keine Zellsaftvakuolen finden. Also

auch in Meristemzellen hat Went (1888, S. 302) überall Zellsaftante nachweisen können.

Wenn man darauf achtet, daß keine anderen Einschlüsse vorhanden sind, die zu Täuschungen führen können, so kann man Größe und Form der Zellsaftante gut an fixierten und gefärbten Mikrotomschnitten studieren. So hat Hof (1898) vorzüglich die Zellsaftante des Vegetationskegels der Wurzelspitzen untersucht. Er findet in den Scheitelzellen der Farne und in den nächstangrenzenden Segmenten die Vakuolen groß, in den jüngsten Zellen des Zentralzylinders sehr klein. Hof spricht dann von Waben und schließt sich an Strasburger (1898) an, der sagte: „Die Vakuolen sind, wenn man somit will, keine Neubildungen, da sie schon als Waben des Alveolarplasmas vorgebildet waren, aber auch nicht besondere Organe des Protoplasmas, da ihr Ursprung in dem allgemeinen Wabenbau des Alveolarplasmas wurzelt". Wir wissen, daß das Zytoplasma optisch homogen ist, die sehr kleinen „Waben" könnten also entweder Zellsaft- oder andere ergastische Ante sein. Die wohl sehr genau gezeichneten großen Vakuolen in den Bildern von Hof, von denen eins in Fig. 130 wiedergegeben ist, sind aber sicher Zellsaftvakuolen, und wir sehen hier wieder schön, daß in Meristemzellen schon recht große Zellsaftante vorkommen können. Auch Went (1888, S. 303) fand ja schon 8 μ große Zellsaftante in den Initialzellen eines Achsenvegetationspunktes und sogar nur ein einziges großes zentrales Zellsaftant in der Scheitelzelle eines Ausläufers von Polypodium Paradisiae.

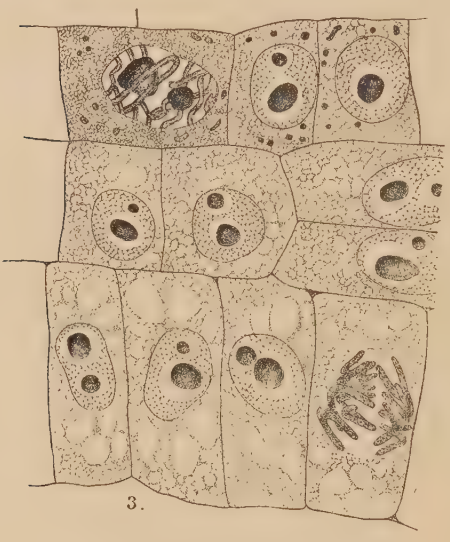


Fig. 130. Zellzüge aus dem Wurzelscheitel von Ephedra major, Längsschnitt. „Die oberste Zellreihe gehört dem Urmeristem, alle übrigen dem Periblem an." Nach Hof, 1898, Taf. I, Fig. 3.

Die Teilung der Zellsaftante. Sehr häufig werden die Zellsaftante durch das Zytoplasma geteilt, so daß sie also vermehrt werden können, ohne daß Neubildung stattfindet. Wie oft aber Teilung und Neubildung nebeneinander eintreten, weiß man nicht.

Went (1888) hat das Geteiltwerden der Zellsaftante oft beobachtet und beschreibt (S. 322) es für eine Meristemzelle von Asparagus z. B. folgendermaßen: „In einer Zelle lag z. B. eine Vakuole, welche allmählich eingeschnürt wurde durch eine ringförmige Protoplasma-Ausstülpung, welche sich im optischen Durchschnitt wie zwei einander gegenüberliegende Ausstülpungen verhielt, diese wurden allmählich größer, so daß nur noch eine enge

Verbindung zwischen den beiden Hälften der Vakuole übrig blieb; nach $1^1/_2$ Stunden waren die beiden Ausstülpungen verschmolzen und war die Vakuole also in zwei kleine geteilt worden.“ Auch bei Dematium pullulans (S. 317) sah Went eine solche Durchschnürung eintreten.

Fig. 131. „Teil einer Zelle von Momordica. Nach dem Leben gezeichnet. Oben und rechter Hand sieht man die Zellmembran, rechts unten einen Teil des Kernes von Chlorophyllkörnern überlagert. Man gewahrt einen dickeren, geraden Strang streifigen Zytoplasmas; zwischen diesen und der Zellwand spannt sich eine äußerst dünne, hautartige, in fortwährender Veränderung begriffene Plasmalamelle aus, in welcher teils vereinzelte Mikrosomen, teils ganze ‚Körnchenströme‘ sichtbar sind.“ Nach Heidenhain 1907, S. 458, Fig. 251.

Die Zellsaftante werden vielleicht nicht nur durch ringförmige Hervorwölbungen des Zytoplasmas geteilt werden, sondern es werden vielleicht auch einseitig vorgezogene Plasmalamellen ihre Durchtrennung besorgen; so könnte es teilweise bei der von de Vries (1881) beschriebenen Zellsaftantenteilung bei Reizung der

Zellen der Drüsen von Drosera sein. Ebenso könnte Verbreiterung von den Zellsaftraum durchziehenden Zytoplasmasträngen, wie sie Heidenhain (1907) in der in Fig. 131 wiedergegebenen Zeichnung abbildet, zur Teilung der Zellsaftante führen.

Die Verschmelzung der Zellsaftante. Ebenso leicht wie Teilung findet auch ein Zusammenfließen der Zellsaftante statt. Went beschreibt diesen Prozeß z. B. für Dematium (1888, S. 317) folgendermaßen: „Die Zelle zeigte zwei große Vakuolen. Die Zytoplasmawand zwischen ihnen wurde immer dünner und riß nach $^3/_4$ Stunden endlich durch, so daß nun nur eine Vakuole vorhanden war.“ De Vries (1886, S. 19) beschreibt den Vorgang im wesentlichen in gleicher Weise, nur mit anderen durch seine Vorstellung von der Vakuolenwand bedingten Worten für eine Zelle des Tentakels von Drosera: „Die drei Vakuolen a, b, c in Fig. 8. C waren scharf voneinander getrennt und näherten sich gegenseitig allmählich. Plötzlich sah ich a und b sich vereinigen, es war deutlich, daß ihre Wände zunächst zusammenflossen und daß sie sich derart öffneten, daß der flüssige Inhalt beider Blasen sich mischen konnte.“

Gestalt der Zellsaftante. Von allen ergastischen Gebilden besitzen die Zellsaftante die mannigfaltigsten Gestalten und wechseln ihre Gestalt am schnellsten. Über einige auffällige Gestalten, welche die Zellsaftante annehmen können, seien ein paar Worte gesagt.

Kleine Zellsaftante, welche von einer genügenden Menge leichtflüssigen Zytoplasmas umhüllt sind, werden selbstverständlich kugelförmig (siehe Pfeffer 1890, Taf. II, Fig. 7b). Geraten aber Zellsaftante in dünnflüssige Zytoplasmaströmungen, die von Zytoplasmapartien größerer Zähflüssigkeit umgeben sind, so können sie gedehnt und gebogen werden, ähnlich wie es Pfeffer (1890) in seinen Figuren 7a und c, sowie 8 darstellt und de Vries (1886, S. 22, 25) beschreibt. Die Zellsaftante werden dann, wie die Allinante, oft fadenförmig, können sich in lebhaften Zytoplasmaströmungen schlängelnd bewegen und in Tröpfchenreihen verwandeln. Auch Löwschin (1914b, Taf. 8, Fig. 6, 7) bildet solche fadenförmige Zellsaftante ab. Wachsen Zellsaftante in Meristemzellen zwischen dem die Zelle fast ausfüllenden Zellkern und der Zellmembran heran, so müssen sie die Gestalt von Uhrgläsern annehmen, wie es für die inhomogenen Zellsaftante (die Ölkörper) von Mastigobryum im Kapitel VI, 5. B. b in Fig. 120a und b abgebildet worden ist. Sind in einem Protoplasten viele Zellsaftante enthalten, deren Gesamtvolumen ein Vielfaches von dem Volumen des Protoplasten beträgt, so verwandeln sie den Protoplasten in ein schaumartiges Gebilde aus dünnsten Lamellen, und die Zellsaftante werden dann eckig (Cladophora). Ein großes zentrales, von dünnstem Zytoplasmabelag umgebenes Zellsaftant ausgewachsener Parenchymzellen hat im wesentlichen die Umrißform der Innenfläche der Zellwand, wird aber durch das Hineinragen des Zellkerns, der Autoplasten und mancher Einschlüsse des Zytoplasmas in das Zellsaftant etwas verändert.

Es wird vielleicht für das Verständnis der Gestalten, welche die Zellsaftante im allgemeinen unter verschiedenen Verhältnissen in der Zelle annehmen müssen, zweckmäßig sein, wenn wir uns diesen letzten Fall noch etwas genauer klarmachen.

Man findet in Zellen mit einem großen Zentralzellsaftant in der Richtung der Radien des Zellsaftants die Autoplasten stark, den Kern wenig abgeplattet; die Mesekrettropfen, Fettropfen und ähnliche ergastische Gebilde ragen als Kugeln in das Zellsaftant hinein, ebenso treten feste Ante in den Zellsaft vor. Daraus können wir schließen, daß folgende Verhältnisse bezüglich der Oberflächenspannungen in der Zelle vorliegen.

Die relative Größe der Oberflächenspannungen ist:

T (Zytoplasma-Zellsaft) größer als T (Zytoplasma-Kern) oder (Zytoplasma-Autoplast).

T (Zytoplasma-Mesekret) größer als T (Zytoplasma-Zellsaft).

T (Autoplastensubstanz-Assimilationssekret) größer als T (Zytoplasma - Autoplastensubstanz) (denn die in den Autoplasten zu äußerst liegenden Sekrettropfen wölben die sie überziehende Autoplastensubstanz nach außen etwas vor und sind immer kugelig).

Das Zytoplasma adhäriert an allen seinen Einschlüssen.

Denn betrachten wir die Verhältnisse, die in der Zelle vorliegen könnten, einmal ganz allgemein an dem durch die Fig. 132 versinnbildlichten Beispiel, so ergibt sich folgendes.

Es bedeuten M ergastische Membran, S Salzlösung, E zäher Schleim, F Fett, K Kristall, Z Gallertklumpen. Es ist die innere Reibung von Z größer als von E, von E größer als von F.

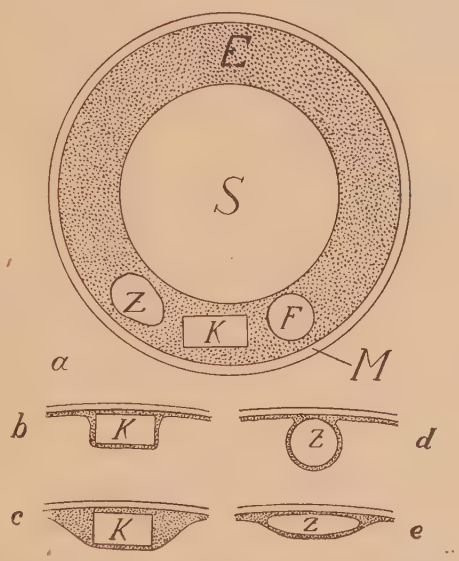


Fig. 132. Schema einer Zelle mit dickem Zytoplasmabelag *E* und einem kleinen zentralen Zellsaftant *S*. In *E* liegen ein Zellkern *Z*, ein Kristall *K* und ein Fettropfen *F*. *b* und *c* vom Zytoplasma umhüllte Kristalle, *d* und *e* vom Zytoplasma umhüllte Zellkerne.

Es wird angenommen, daß S Wasser aufnimmt und dadurch E und M ausdehnt, bis E eine im Bild 0,5 mm dicke Schicht bildet.

Wir fragen, welche Gestalt dann Z und F und E annehmen, sobald die unter I und II aufgeführten Bedingungen herrschen.

I. E adhäriert an Z, K, F, M und ist in S unlöslich.

1. K legt sich mit seiner größten Achse parallel zu M; zwischen K und M bleibt eine dünne Schicht von E. K wird überzogen von einer dünnen Schicht von E, die sich bei großer Oberflächenspannung T (ES) wie in Fig. b, bei geringer so wie in Fig. c anlegt.
2. Z wird von M durch eine dünne Schicht E getrennt. Ist die Oberflächenspannung T (ZE) groß genug, um den durch die innere Reibung bedingten Widerstand gegen

eine Deformation zu überwinden, so wird sich Z zur Kugel abzurunden versuchen.

a) Ist T (ZE) größer als T (ES), so wird dieses gelingen, wie in Fig. d.

b) Ist T (ZE) kleiner als T (ES), so wird Z zum Ellipsoid zusammengedrückt, bis zwischen den wirkenden Kräften Gleichgewicht herrscht. Fig. e.

c) Ist dagegen die innere Reibung von Z zu groß, so wird sich Z wie K verhalten.

3. F verhält sich wie Z im Falle a oder b, je nachdem T (FE) größer oder kleiner als T (ES) ist.

II. E adhäriert an M, aber nicht an K, Z und F. E ist in S unlöslich. K, F, Z werden aus E in S fallen, sobald die durch die Oberflächenspannungen T (KE), T (FE), T (ZE), T (SE) ausgeübten Zugkräfte genügen, die Kohäsion der F, K, Z überziehenden dünnen Schicht E zu überwinden.

Zuletzt mag das Bekannte erwähnt werden, daß die einfache Gestalt der Zellsaftante oft durch unter Umständen auch Zellkern und Trophoplasten führende Zytoplasmastränge, welche durch sie hindurch ziehen, verändert wird.

Die chemische Zusammensetzung der optisch homogenen Zellsaftante. Die Zusammensetzung der Zellsaftante ist meist eine komplizierte. Sie ist höchstwahrscheinlich eine andere wie die der Summe der ergastischen wasserlöslichen Stoffe des Zytoplasmas, und wir dürfen sie deshalb nicht wie Sachs (Lehrbuch, 4. Aufl., S. 42) Tropfen von Imbibitionswasser nennen oder wie Strasburger (Kultur der Gegenwart 1913, III. Teil, 4. Abt., 2. Bd. I, S. 15) sagen, das Protoplasma sei von Zellsaft durchtränkt. Die Zellsaftante stehen dem Zytoplasma und den in ihm gelösten ergastischen Stoffen gerade so gegenüber wie Fett- und Mesekrettropfen.

Unsere Kenntnis der Chemie der Zellsäfte ist sehr mangelhaft; sie könnte durch makrochemische Untersuchung, welche mit Rücksicht auf die Anatomie der Pflanzenteile ausgeführt würden, sehr gefördert werden. Es geht natürlich nicht an, die Preßsäfte der Pflanzenteile ohne weiteres als Zellsäfte zu betrachten, da nicht nur aus den Protoplasten, sondern auch unter Umständen aus Sekretzellen und Drüsen ergastische Stoffe in solche Preßsäfte hineingeraten. Würde man aber reine Parenchymgewebe mit sehr großen Zentralzellsaftanten auswählen, so würden Stoffe, die so reichlich vorhanden wären, daß ihr Volumen das des Zytoplasmas der Gewebe überträfe, sicher als Zellsaftbestandteile anzusprechen sein.

Bei kritischer Auswahl unter den vorliegenden Angaben kann man aber auch jetzt schon einige Schlüsse aus den Resultaten der vorliegenden makrochemischen Untersuchungen ziehen.

Manchmal kann man auch auf mikrochemischem Wege in den Zellsaftanten lokalisierte Niederschläge erzeugen, welche Bestandteile der Ante zu bestimmen gestatten. Treten bei mikrochemischen Versuchen Niederschläge außerhalb der Zelle auf, so kann man nur bei sehr großer Menge derselben schließen, daß sie von Stoffen herrühren, die im Zellsaft saßen.

Ein charakteristisch gefärbter, makrochemisch oder mikrochemisch im Gewebe nachgewiesener Stoff kann seine Anwesenheit im Zellsaft durch Färbung desselben verraten. In der Literatur findet man nur verhältnismäßig wenige Angaben, welche für das Vorkommen bestimmter chemischer Substanzen im Zellsaft beweisend sind. Es fehlt an Untersuchungen, die mit besonderer Rücksicht auf die Frage: „Welche Stoffe finden sich in den Zellsäften?“ angestellt worden sind. Ich habe in dem nachfolgenden Verzeichnis diejenigen Stoffe aufgezählt, von denen man nach den in der Literatur vorliegenden Angaben mit einiger Sicherheit annehmen darf, daß sie in Zellsaftanten vorkommen.

In den optisch homogenen Zellsaftanten nachgewiesene Stoffe.

Mg.

Schimper (1890, S. 228), Radlkofer (1859, S. 10).

Al.

Kratzmann (1913, S. 333) sagt: „so läßt sich wohl mit unseren derzeitigen Hilfsmitteln nicht entscheiden, ob das Al in der Pflanze im Plasma, Zellkern, Zellsaft oder in der Membran vorkommt.“

Na.

Nur in Schnitten von Gefäßpflanzen nachgewiesen, liegt aber bei Valonia sicher im Zellsaft.

K.

Stocklasa und Matausek (1916, S. 36), Weevers (1911).

Ca.

Molisch (1916a, S. 289). Auch als Phosphat und Sulfat im Zellsaft gefunden.

Mn. Fe.

Bisher nicht im Zellsaft nachgewiesen.

N.

Salpetersäure.

Arnaud und Padé (1884). Schimper (1888 und 1890) nur reichlich in Geweben, nicht direkt im Zellsaftant nachgewiesen.

P.

Phosphorsäure.

Tunmann (1913, S. 88).

S.

Schwefelsäure.

Nicht sicher im Zellsaft nachgewiesen von Schimper (1890, S. 219). Monteverde (1890, S. 328) fand Gips im Zellsaft.

Cl.

Schimper (1890, S. 212).

J.

Bei der Floridee Bonnemaisonia asparagoides im Zellsaftant bestimmter Zellen nach Golenkin (1894).

Organische Säuren.

Oxalsäure: Lösliche Oxalate: Schimper (1890, S. 215). — Apfelsäure: Wird im Zellsaft der Fleischschicht der Früchte angetroffen. — Weinsäure: Im Saft der Weinbeeren makrochemisch nachgewiesen, mikrochemisch von Schimper (1890, S. 238). — Zitronensäure: Findet sich in den Zellen der Zotten der Zitrone. — Sorbinsäure: Im Saft unreifer Früchte von Sorbus aucuparia makrochemisch nachgewiesen. — Asparagin: Kommt oft in solchen Mengen in den Geweben vor, daß wir annehmen müssen, es liege auch in dem Zellsaft. — Tyrosin (p-Oxyphenylalanin): Unter Umständen in großer Menge im Gewebe auftretend. Borodin (1882, S. 592). — Allantoin (Diureid der Glyoxylsäure): Harvey-Gibson (1912).

Alkohole.

Mannit und Dulzit: Scheiden sich bei Behandlung von Gewebeschnitten in größerer Menge aus. Borodin (1890). Monteverde (1893). — Sorbit: Kommt im Fruchtsaft von Sorbus aucuparia in größerer Menge vor.

Kohlehydrate.
Dextrose und Fruktose, Saccharose, Lactose, Gentianose, Sinistrin, Inulin sind in größerer Konzentration in den Preßsäften enthalten und müssen schon deshalb aus dem Zellsaft stammen.

Schleim.
Der Schleim der Raphidenzellen ist in Zellsaftanten enthalten. Der Schleim der Schleimschläuche von Abies pectinata HÖHNEL (1881, S. 588). Ist die Schleimsubstanz in so großer Menge in einem Zellsaftant enthalten, daß dasselbe dickgallertartig, fast fest erscheint, so kann man es besser ein Schleimgallertant nennen.

Glykoside.
Ruberythrinsäure im gelben Zellsaftant der Parenchymzellen von Rubia tinctorum. Anthrachinonglykosid des Faulbaumes mit Kalkwasser nachgewiesen. TUNMANN (1907, S. 99), auch HERRMANN (1876, S. 39). — Hesperidin: Scheidet sich aus den Geweben mit Alkohol in so großer Menge ab, daß es in der Zellsaftvakuole liegen muß. PFEFFER (1874, S. 535). — Saponine: ROSOLL (1884).

Anthozyane.
Cyanidin-, Pelargonidin-, Delphinin-Glykoside und deren Derivate, Rübenrot und ähnliche Farbstoffe liegen meist im Zellsaft. GERTZ (1906, S. 30). Gelbe Farbstoffe der Blüten, welche als Anthochlore (PRANTL) zusammengefaßt werden, liegen im Zellsaft.

Gerbstoffe. („Vielwertige Phenole, die imstande sind, die Tierhaut in Leder zu verwandeln, zusammenziehend schmecken und noch in 0,5 proz. Lösung Eiweiß- und Alkaloidlösungen niederschlagen". DEKKER (1913, S. 387).

Sind sicher in Zellsaftanten nachgewiesen. WISSELINGH (1914) bei Spirogyra. OVERTON (1899). KLEKKER (1888).

Juglon (Oxyderivat des α-Naphthachinons).
Bei Drosera und Dionaea. FÜNFSTÜCK und BRAUN (1916, S. 160).

Alkaloide.
Sie kommen sicher allermeist in optisch homogenen Zellsaftanten vor. Berberin färbt den Zellsaft von Parenchymzellen von Berberis vulgaris. HERRMANN (1876, S. 17). — Man kann Alkaloidniederschläge durch mikrochemische Reagentien in dem Zellsaftant entstehen sehen; z. B. bei Pilocarpus pennatifolius. TUNMANN (1913, S. 308). Auch ERRERA, MAISTRIAU et CLAUTRIAU (1887, S. 178).

Eiweiß.
Im Zellsaft der Kladodien von Phyllocactus kommt, wie ich S. 87 zeigte, wahrscheinlich Eiweiß vor. In den Myrosinzellen liegen Eiweißstoffe im Zellsaft. HEINRICHER (1884); SCHWEIDLER (1910).

Enzyme.
In den Myrosinzellen liegt das Enzym im Zellsaft. SCHWEIDLER (1910).

Die aufgezählten Stoffspezies stellen sicher nur einen Teil der in den Zellsaftanten der unzähligen Pflanzenspezies vorkommenden Substanzen dar.

Sehr wenig sind wir auch darüber unterrichtet, welche dieser Substanzspezies in einem bestimmten Zellsaftant gemischt vorkommen.

Beachten wir, daß ein Zellsaftant ein Ort in der Zelle ist, in welchem alle Stoffe so aufeinander einwirken, wie sie es in einem Reagenzglas tun, so müssen sich schon einige Regeln dafür angeben lassen, welche Stoffe nicht in größerer Menge nebeneinander in einem optisch homogenen Zellsaftant vorkommen können.

Für die Zusammensetzung der Zellsaftante ist selbstverständlich in erster Linie das Zytoplasma verantwortlich zu machen, welches — zur Erreichung physiologischer und ökologischer Vorteilhaftigkeiten — Substanzen in die Zellsaftante hineinschafft und aus ihnen herausnimmt.

In der Literatur sind nur wenige Regeln über das Miteinandervorkommen verschiedener Stoffe in einem Zellsaftant angeführt.

Goris (1903) und Chemineau (1904) fanden nach Dekker (1913, S. 290), daß in den Zellen, in welchen Gerbstoff lag, zugleich noch ein anderer typischer Bestandteil (Äsculin, Fustin, Daphnin, Salizin, Koffein, Juglon, Arbutin) vorkam. Berthold (1898) und Sperlich (1917 a u. b) beobachteten, daß sich Stärke in den Trophoplasten und Gerbstoff in den Zellsaftanten gewöhnlich ausschließen, und es scheint mir fast, als täten es auch reichlich im Zellsaft gelöste Kohlehydrate und Gerbstoff. In Mesophyllzellen besteht allerdings diese Beziehung nicht; Möller (1888). Giessler (1893, S. 327) fand, daß stark saurer Zellsaft keinen Gerbstoff enthält. Roten Farbstoff fand er mit Gerbstoff zusammen.

Überall in den Gewebepflanzen werden die Stoffe, welche im Zellsaft einer Zelle vorkommen, nicht alle in dieser Zelle bereitet, sondern sie werden oft aus anderen Zellen nach ihr verlagert, wo sie dann mehr oder weniger verändert werden können.

Das ist uns bekannt für die Zellsaftante, welche reichlich Kohlehydrate enthalten, wie z. B. für die Speicherparenchymzellen des Zuckerrohres (bis 26% des Zellsaftes Saccharose), der Zuckerrübe (bis 17% des Zellsaftes Saccharose), der Knolle von Stachys Sieboldii (14% Stachyose). Ihre Kohlehydrate wandern in leicht diffusibler Form aus dem Mesophyll aus, um sich unverändert oder zu größeren Molekülen kondensiert, in dem Zentralzellsaftant der Speicherzellen zu sammeln.

Aber nicht nur die im Zellsaft gelösten Gebrauchsstoffe, sondern auch die in den Zellsaftanten gelösten Abfallstoffe können verlagert werden. Ich (Arth. Meyer und Ernst Schmidt 1910) zeigte z. B. für das Nikotin und Daturaalkaloid, daß sie wandern, daß sie sogar von einer Zelle eines Pfropfreises zu einer Zelle der Unterlage einer Pfropfung verlagert werden können. Es zeigte sich dabei auch, daß bestimmte Zellen des Gewebes besonders veranlagt sind, die Alkaloide anzusaugen. Die Peridermzellen der Kartoffel saugten dabei nicht nur das in der Kartoffel selbst gebildete Solanin, sondern auch ihr völlig fremde andere Alkaloide an, welche von Pfropfreisern erzeugt waren, die von anderen Spezies stammten.

Für einen anderen Abfallstoff, das Kalziumoxalat, haben wir schon gesehen, daß es diffus oder in besonderen Sekretzellen vorkommen kann. Ähnlich verhält es sich auch mit den Alkaloiden, jedoch wird das Alkaloid viel seltener als das Oxalat in besonderen Alkaloidzellen angesammelt. Zopf (1886 und 1891, S. 117) spricht die Idioblasten der Corydalisarten als Alkaloidbehälter an. Bei Narcissus, Galanthus und anderen Amaryllidazeen (Errera, Maistriau und Clautriau 1906, S. 170, Molisch 1901, S. 98, Erhardt 1893) haben die Raphidenzellen zugleich die Fähigkeit, reichlich Alkaloid anzusammeln. Wenig Alkaloid kommt dabei auch diffus vor.

Häufiger als Alkaloidzellen findet man Gerbstoffzellen, welche den Gerbstoff oder einen wichtigen Komponenten desselben wahrscheinlich auch nur durch die Tätigkeit ihrer Protoplasten

aus den Geweben ansaugen. Angaben über Gerbstoffzellen findet man bei DE BARY (1877, S. 160), HÖHNEL (1881, S. 593), BERTHOLD (1904, S. 53), HABERLANDT (1918, S. 28, 504).

Die Gesamtzusammensetzung bestimmter Zellsaftante. Eine ziemlich vollkommene makrochemische Untersuchung (unvollständige qualitative und quantitative Untersuchungen führte HANSEN [1895, S. 258] aus) eines Zellsaftes haben wir nur für die mit vielkernigen Protoplasten versehene Zelle von Valonia utricularis (ARTH. MEYER, 1891). Der Zellsaft von Valonia hinterließ 3,5% Trockensubstanz und enthielt:

0,12% Magnesiumsulfat
0,02% Kaliumphosphat
0,15% Kaliumsulfat
0,60% Chlorkalium
0,12% Chlornatrium
0,24% organische Substanz (der Zellsaft reduzierte FEHLING's Lösung so wie 0,18% Dextrose).

Es fehlten Stickstoff und Kalzium völlig. Es sind also wesentlich anorganische Gebrauchsstoffe gespeichert, und es entspricht das Vorkommen von Mg, K, N, Cl, S, P dem, was wir über die Zusammensetzung der optisch homogenen Zellsaftante der einkernigen Zellen der Gefäßpflanzen kennen lernten.

b) Optisch inhomogene Zellsaftante und Zellsaftmassen.

Zu den optisch inhomogenen Zellsäften wollen wir alle diejenigen Zellsäfte rechnen, welche in einer optisch homogenen Zellsaftflüssigkeit flüssige, gallertartige oder feste Ante enthalten.

Zuerst können wir dazu Zellsäfte mit Anthocyanausscheidungen rechnen, von denen ein Fall in Fig. 133 dargestellt ist. Zahlreiche Beispiele für dieses Vorkommen, zahlreiche Abbildungen und Schriftenverzeichnis bei GERTZ (1914). Auch Gerbstoffklumpen können im Zellsaft auftreten (KLEKKER 1888, S. 21).

Ferner sind Volutinante und „Öltropfen", über deren Natur man nicht im klaren ist, z. B. im Zellsaft vieler Diatomeen gefunden worden [siehe HEINZERLING (1908, S. 18)].

Ob die Karotinante, welche im Zellsaft der Zellen der orangefarbigen Hydathoden von Ficus javanica (MOLISCH 1916a) liegen, vom Protoplasten in das optisch homogene Zellsaftant der lebenden Zelle aus den Trophoplasten oder in anderer Weise hineingeschafft wurden, weiß man nicht. Jedenfalls wären, wenn die Karotinante im Zellsaft intakter lebender Zellen vorkämen, diese Zellsaftante zu den inhomogenen zu rechnen.

Als Beispiel für inhomogene Zellsaftante, welche Ante von anorganischen Salzen im Zellsaft führen, mögen die Prismen und Täfelchen von Kalziumsulfat enthaltenden Zellsaftante von Closterium dienen. ALFRED FISCHER (1884).

Die Milchzellsäfte. In denjenigen Fällen, in welchen der Zellsaft durch sehr zahlreiche Ante, die wir Emulsionsante nennen wollen, emulsionsartig wird, wollen wir von Milchzellsaft reden, indem wir zugleich als Milchsaft den aus den Zellen austretenden, mit Bestandteilen des Protoplasten vermengten Milchzellsaft bezeichnen.

Ein Milchzellsaft ist ein vielphasiges kolloidales System. In einem optisch homogenen Dispersionsmittel liegen verschiedenartige, zähflüssige oder disperse feste Phasen in zahlreiche Teilphasen getrennt.

Solche Milchzellsäfte finden sich zuerst in einkernigen Zellen. Für Dikotyledonen finden wir viele Beispiele bei Solereder (1908, S. 346). Siehe auch Czapek (1894). Für Monokotyledonen sei Allium cepa erwähnt (Haberlandt, 1918, S. 321), ferner viele Aroideen (de Bary, S. 451). Musazeen und Aroideen besitzen oft Übergangsformen zwischen den typischen Milchröhren und diesen einkernigen Zellen in Form von mehrkernigen Milchsaftschläuchen.

Die typischen gegliederten und ungegliederten Milchröhren der Dikotyledonen (de Bary [1877, S. 191], Haberlandt [1918, S. 314], Solereder [1908, S. 345]) sind vielkernige Zellen, die in einer sehr großen Zentralvakuole eine schön ausgebildete Milchzellsaftmasse enthalten. Nur diese Milchzellsäfte wollen wir als Beispiel näher betrachten; die Milchröhren der Pilze wollen wir nicht behandeln.

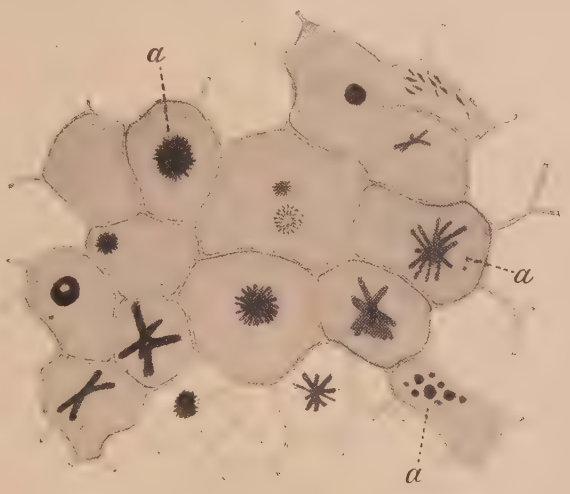


Fig. 133. Anthocyankristalle vom Rotkraut. Brassica oleracea (capitata). Mesophyll knapp unter der Oberhaut des Blattes. Die Zellen enthalten Körnchen, Prismen, Nadeln, Sphärite *a*. Vgr. 160. Nach Molisch (1913, Fig. 76).

Die Berechtigung dazu, den Milchzellsaft der Milchröhren als Zellsaft aufzufassen, gab uns vorzüglich die Untersuchung von Emil Schmidt (1882). Er erkannte die gegliederten und die ungegliederten Milchröhren als vielkernige Zellen mit dünnem Protoplastenwandbelag (Fig. 4). Im „Plasmaschlauch“ sieht er die Stärkekörner liegen, woraus sich mit Sicherheit ergibt, daß auch Trophoplasten im Zytoplasma gut ausgebildet liegen. Vom Milchzellsaft sagt er: „Dem Plasmaschlauch war der Milchsaft gegenüber zu stellen, der sich als ein dem Zellsaft gleichartiges Gebilde auswies“. Molisch (1901) hat im ausgetretenen Milchsaft Kerne, Stärke, Trophoplasten (?) und Eiweißkristalle nachgewiesen. Zu untersuchen wäre noch, wo die Eiweißkristalle in der Zelle liegen. Es ist sehr wahrscheinlich, daß sie nicht dem Milchzellsaft angehören, und es wäre zu entscheiden, ob sie bestimmt nicht dort und ob sie im Zytoplasma, im Kern oder in den Trophoplasten liegen.

Chemische Zusammensetzung der Milchzellsäfte.

Die chemische Zusammensetzung der Milchzellsäfte ist uns einigermaßen aus den makrochemischen Untersuchungen verschie-

dener Milchsäfte bekannt. Wir müssen bei Benutzung der makrochemischen Daten allerdings stets beachten, daß in den Milchsäften stets Bestandteile des Milchröhren-Protoplasten vorkommen; da aber das Volumen des Milchröhren-Protoplasten klein ist, so kann man wenigstens die massenhaft vorkommenden wasserlöslichen Stoffe dem Zellsaft zuschreiben, und von den wasserunlöslichen, die man mikroskopisch erkennen und mikrochemisch charakterisieren kann, ist über ihre Zugehörigkeit zum Milchzellsaft manches sicher bekannt.

So kann man schon mit einiger Sicherheit das Vorkommen der im folgenden aufgeführten Stoffe aus den Angaben in der Literatur ableiten. Die Literatur über die Makrochemie der Milchsäfte ist gut bei Czapek (1905, II. Bd., S. 701) zusammengestellt und besprochen.

Der Milchzellsaft besteht also stets aus einem wässerig-flüssigen, optisch homogenen Dispersionsmittel und den Emulsionsanten. Das Dispersionsmittel ist eine wässerige Lösung, wesentlich derselben Substanzen, welche in den optisch homogenen Zellsäften vorkommen.

In dem Dispersionsmittel wurden folgende Substanzen gefunden: K, Mg, Na, Ca, Cl, Salpetersäure, Schwefelsäure, Phosphorsäure. Ob Kieselsäure und Eisen, die in manchen Milchsäften gefunden wurden, nicht Verunreinigungen des Milchsaftes entstammen, ist zu untersuchen.

Apfelsäure, Zitronensäure, Oxalsäure, Mekonsäure, Asparagin.

Kohlehydrate meist nur in geringer Menge; nur Inulin hat Molisch mikrochemisch in größerer Menge gefunden.

Methylinosit.

Alkaloide in größerer Menge. Es scheint fast, als ob neben ihnen diffus verteiltes Alkaloid fehlt.

Glykoside.

Gerbstoff in geringen Mengen oder fehlend in typischen Milchröhren. (Molisch 1901, S. 70.)

„Bitterstoffe."

Enzyme. (Siehe Gerber 1909, 1911, 1913; Gerber und Guiol 1912, 1913.) (Wieviel Enzym in den Milchsäften stammt aus dem Milchzellsaft und wieviel aus dem Protoplasten?)

Eiweißkörper. (Wieviel aus dem Protoplasten, wieviel aus dem Milchzellsaft?)

Aus den Resultaten der makrochemischen Untersuchung der wasserunlöslichen Bestandteile der Milchsäfte kann man über das Vorkommen von Stoffen in den Emulsionsanten folgendes ableiten. Sie können enthalten: Kautschuk $(C_{10}H_{16})_x$ 0,1 bis 40 % des Milchsaftes (z. B. 3,9 % bezogen auf frischen Milchsaft von Euph. lactiflua nach Wiesner, 1912).

Guttapercha (Sapotazeen).

Euphorbon ($C_{17}H_{44}O$) (Euphorbiaarten).

Cynanchocerin (Cynanchum).

Lactucon ($C_{23}H_{36}O_2$).

Harze (in Alkohol und Azeton lösliche Stoffe).

Mikrochemisch sind Emulsionsante kaum untersucht. Molisch (1901, S. 52) hat den Versuch gemacht, Harz- und Kautschukkügelchen zu unterscheiden, ist jedoch damit nicht weit gekommen. Seine Angaben über Fettkügelchen lassen es möglich erscheinen, daß diese aus verlagertem und umgewandeltem Mesekret bestehen. Bei Croton tinctorius sah er die Tropfen durch Ammon-Kali in ähnlicher Weise doppelbrechend werden, wie ich (1918 b, S. 240) es bei dem mit Kalilauge behandelten Assimilationssekret von Vaucheria beobachtete. Vielleicht finden auch einige Resultate der Ringlungsversuche, Verdunkelungsversuche usw. von Faivre (1866, S. 36 und 1879, S. 239, 369), Schullerus (1882), Tobler (1914) ihre Erklärung aus der Mitverwendung von Assimilationssekret bei der Bildung von Emulsionsanten. Jedenfalls muß diese Frage im Auge behalten werden. Fritsch (1901) hat den sogenannten Kautschuk der „Kautschukschläuche" der Hippocrateazeen an Herbarmaterial mikrochemisch mit Lösungsmitteln geprüft und mit dem meist doppelbrechenden Mesekret verglichen. Auch hier finden sich manche Angaben, welche für meine Vermutung sprechen.

Die Morphologie der Emulsionsante. Die beste Charakteristik gibt noch de Bary (1877, S. 192), der sagt: „Abgesehen von den nachher zu beschreibenden Amylumkörnern der Euphorbien haben die Körperchen die Form runder Körner. Diese sind in den meisten Fällen — z. B. Euphorbia und alle Pflanzen mit netzförmigen Röhren — unmeßbar klein, in den ausgetretenen Tropfen in lebhafter Brown'scher Molekularbewegung. Größere Körner zeigt der Milchsaft von Arctocarpeen und Moreen. Sie haben bei Ficus carica durchschnittlich etwa 3 μ Durchmesser (1,4—5,6 μ) und lassen, wie Caruel (1865) fand, konzentrische Schichtung erkennen, die größeren 3, ungefähr gleichdicke Schichten um einen kleinen Kern, die kleineren nur 2 Schichten. Die äußerste Schicht ist durch verschiedene Lichtbrechung von den inneren scharf abgesondert. Wesentlich die gleiche Struktur haben die Körner des Milchsaftes von Ficus elastica, Broussonetia papyrifera, Maclura aurantiaca, auch, wenn auch weniger scharf, die sehr ungleich großen von Morus nigra. Alle diese Körner sind weich und klebrig, sie kleben und ballen sich nach dem Austritt aus der Pflanze leicht zusammen. Der schwach-trübe Milchsaft, welcher aus jungen Blattstielen von Nerium Oleander austritt, enthält blasse, anscheinend homogene, öfter zu zwei oder mehreren zusammenhängende Kugeln von ungleicher Größe, die größeren die der Feige übertreffend. Bedeutend größere Kugeln werden für Musa angegeben." Aus den Angaben von A. Zimmermann (1913), für welche auch Schriften von Hart, Henri, Weber, Borowmann, Fickendey, Schidrowitz benutzt sind (Literaturverzeichnis dort S. 330), können wir wenig lernen. Nach eigener Untersuchung bildet er schlanke „Kautschukstäbchen" ab aus dem Milchsaft von Manihot Glaziovii. Bei Manihot utilissima konnte ich nichts finden, was an diese „Kautschukstäbchen" erinnerte. Nach Henry enthält ein Kubikmillimeter Milchsaft von Hevea 50 000 Kautschukkügelchen. Fickendey (1909) gibt die Durchmesser der „Kautschukkügelchen" von Castilloa elastica und Ficus elastica zu 2—3 μ, die von Hevea brasiliensis zu 0,5—1,

höchstens 2 μ, die von Kickxia africana zu 0,5—1 μ an. Nach Schidrowitz hatten die Kautschukkügelchen von Hevea bei sehr jungen Pflanzen einen Durchmesser von 0,5 μ, bei älteren einen solchen von 1—2 μ.

Ich habe die Emulsionsante des Milchsaftes von Ficus elastica untersucht. Der Milchsaft stammte aus dem Blattstiel. Das Mesophyll der Pflanze enthält kein Mesekret.

Die Emulsionsante haben einen Durchmesser von 1,5—5 μ, meistens 3,5 μ. Sie sind alle kugelförmig und bestehen aus ein und demselben fast farblosen, sehr zähflüssigen Substanzgemisch. Die Tropfen sind alle völlig homogen, Schichtung ist weder bei Ficus elastica noch bei Ficus carica zu sehen; die Angaben in der Literatur beruhen wohl auf Täuschungen. Wie aus den mikrochemischen Reaktionen hervorgeht, gibt es sicher keine gesonderten Harz- und Kautschuktropfen. Nach Adriani sollen im frischen Milchsaft 9,6 % Kautschuk und 1,6 % „Harz" enthalten sein, diese müßten also in jedem Ant gemischt sein.

Die nachfolgend beschriebenen Mikroreaktionen der Emulsionsante lassen nur erkennen, daß verschiedene Substanzen am Aufbau der Ante teilnehmen, die der Hauptsache nach „Harze" und Kautschuk sein könnten.

Wasser.
Tropfen unverändert, haften nur etwas aneinander.

Reines Azeton.
Tropfen fließen zusammen, und es sondert sich eine feinkörnig werdende Masse von einer zähflüssigen.

Absoluter Alkohol, dann Benzol.
Setzt man zu dem mit Wasser verdünnten Milchsaft Wasser zu, so werden die Tropfen bis auf einen körnigen Rest gelöst, der in Benzol löslich ist.

Chloroform.
Die Tropfen werden größer, leichtflüssig und fließen zu großen Tropfen zusammen. Im Dispersionsmittel entstehen Kriställchen.

Chloralhydrat (2 : 5).
Tropfen lösen sich. Es bleibt von dem Milchsaft ein sehr kleiner Rest.

Choralhydrat 2 Vol. + 1 Vol. Wasser.
Tropfen kleben und fließen zusammen.

Toluol.
Langsames Zusammenfließen zu großen Tropfen, die weniger leichtflüssig sind als die mit Chloroform erhaltenen.

Eisessig.
Tropfen fließen zusammen.

Osmiumsäure, 4proz.
Färbt grau und verhindert das Zusammenfließen völlig, so daß die Größe aller Tropfen gewahrt bleibt.

Eisenchlorid.
Tropfen bleiben unverändert.

Jodjodkalium.
Die zähflüssigen Tropfen färben sich braun und neigen zum Zusammenfließen.

Kupferazetat (gesättigte Lösung).
Tropfen auch nach 24 Stunden noch unverändert. Im Dispersionsmittel entsteht ein feinkörniger Niederschlag.

Pikrinsäure, gesättigte wäßrige Lösung.
Die Tropfen fließen hier und da sehr langsam zu etwas größeren zusammen, bleiben aber sonst kugelförmig.

Nilblaulösung.
Färbt nicht, auch nicht nach 12 Stunden.
Millons Reagens.
Sofort unverändert, aber nach 12 Stunden eine Spur bräunlich. Also eine aromatische Substanz, die eine Hydroxyl- oder Metoxylgruppe enthält, vorhanden.
Rauchende Salpetersäure.
Verändert kaum. Nach 12 Stunden sieht man ganz vereinzelte Bläschen in den Tropfen.
Eau de Javelle.
Unverändert. Auch nach 24 Stunden.
Ammon-Kali.
Verändert die Tropfen nur langsam. Nach 12—24 Stunden sieht man mehr und mehr breit gelaufene, schwach lichtbrechende Tropfen mit etwas dichterem Rand zwischen noch stark lichtbrechenden wenig veränderten.
Kaliumhydroxyd, in abs. Alkohol gelöst.
Greift die Tropfen unregelmäßig an. Es scheint, daß ein Teil der Substanz herausgelöst wird. Sie werden teilweise unregelmäßig konturiert und körnig.
Glyzerin.
Die Tropfen sind stärker lichtbrechend als Glyzerin. Unverändert.
Sudanglyzerin.
Tropfen kleben durch den Alkoholgehalt des Reagens sofort zusammen und färben sich rot.
Konzentrierte Schwefelsäure.
Anfangs unverändert, nur leicht zusammenklebend. Nach 6 Stunden sind sie meist inhomogen geworden.

c) Bedeutung der Zellsäfte.

Die Bedeutung des Zellsaftes für die Pflanze ist eine sehr mannigfaltige. Er ist Sammelplatz für in Wasser lösliche Gebrauchsstoffe und Abfallstoffe, von denen die einen oder die anderen in ihm überwiegen können. In ihm spielen sich rein chemische Prozesse gesondert von den vitülistischen ab. Er enthält die osmotisch wirksamen Stoffe, welche zur Erzeugung des Turgors dienen und ermöglicht die erhebliche Volumenvergrößerung der Pflanze ohne Verbrauch von Trockensubstanz, unter alleiniger Verwendung von Wasser. Durch seinen Wassergehalt ist er ein Wasserreservoir für den Protoplasten. Durch seinen Gehalt an Gebrauchsstoffen ist er ein Reservestoffbehälter für den Stoff- und Kraftwechsel der Zelle. Durch seinen Gehalt an Abfallstoffen bringt er, für Tiere unangenehm oder giftig, mancher Pflanzenspezies Vorteile. So schützt er bestimmte Pflanzen offensichtlich gegen bestimmte Tiere (siehe Stahl 1888). Durch seinen Gehalt an Stoffen, welche bestimmte Strahlengattungen des weißen Lichtes absorbieren, macht er Blüten und Früchte gegen das Grün des Laubes oft augenfälliger für gewisse Tiere.

Von allen Zellsaftarten haben die der Milchröhren die Forscher am intensivsten beschäftigt, allerdings meist nur in Verbindung mit den Milchröhren selbst. Vorzüglich die Frage nach der „Bedeutung“ der Milchröhren, von der wir hier noch ein paar Worte sagen wollen, wurde oft behandelt.

Soweit das Dispersionsmittel in Betracht kommt, gilt für die Milchzellsäfte alles, was für den Zellsaft im allgemeinen gesagt wurde. Sie sind reich an Wasser und können wohl bei großem Wassermangel Wasser an Nachbarzellen abgeben. Zu beachten

ist, daß allermeist nur wenig Gebrauchsstoffe in ihnen vorkommen, von Abfallstoffen besonders reichlich Alkaloide und auch Bitterstoffe.

Die Zusammensetzung des Dispersionsmittels zeigt also, daß der Milchzellsaft nicht als Reservestoffbehälter, sondern wesentlich als Behälter für Abfallstoffe dient.

Die Emulsionsante des Milchzellsaftes beteiligen sich sehr stark bei der Bildung eines pflasterartigen, wasserunlöslichen Wundverschlusses, worauf schon DE VRIES (1881a) aufmerksam machte (siehe auch DEHMEL [1889] und KNIEP [1905, S. 184]).

Fassen wir weiter die ganze Zelle und den Milchsaft ins Auge, so können wir bei folgenden Autoren Belehrung finden: SCHWENDENER (1885), SCHIMPER (1885a, S. 771), PFEFFER (1897, I. Bd., S. 793), MOLISCH (1901, S. 81), KNIEP (1905), OLSSON-SEFFER (1907), BERNARD (1910), TROMP DE HAAS (1910), TOBLER (1914), VAN DER WOLK (1914), SIMON (1918).

Was zuerst die Frage betrifft, ob die Milchröhren Leitungsorgane für den Zellsaft oder für einen in ihm enthaltenen Gebrauchsstoff sind, so zeigten bisher alle Versuche und Überlegungen, daß dem nicht so ist (siehe SIMON und KNIEP). Wir haben also in der Milchröhre nur einen großen Behälter für Milchzellsaft vor uns, in dessen Protoplasten jedoch reichlich Stärkekörner und Eiweißkristalle vorkommen können. Wir können keinen Grund dagegen anführen, ja mancherlei spricht dafür, daß diese großen, mit tausenden von Parenchymzellen in Berührung stehenden Zellen lokal Gebrauchsstoffe abgeben können, wenn das Gewebe in Not kommt, aber es mag dieser Vorteil nicht von großer Bedeutung für die Erhaltung irgendeiner Milchröhren führenden Spezies sein. Dagegen könnte eine andere und zwar eine ökologische Leistung der Milchröhren, für Erhaltung einer oder der anderen Pflanzenspezies heute von Bedeutung sein.

Schon STAHL (1888, S. 2 und 113) sprach die Meinung aus, daß die Milchröhren Behälter von „chemischen Schutzmitteln" gegen die Angriffe von Tieren seien, die mit dem unter hohen Druck stehenden Milchsaft sich in die Mundteile des Angreifers ergössen. KNIEP (1905, S. 185) hat dann gezeigt, daß bestimmte Pflanzenspezies, die Milchsaft führen, z. B. Euphorbia-, Papaver- und Lactucaarten, von Schnecken gefressen wurden, wenn man sie, z. B. durch Anzapfen, von Milchsaft möglichst befreit, während sie im milchsaftreichen Zustand verschmäht werden. Man kann daraus schließen, daß dort, wo Schnecken vorkommen, die in Rede stehenden Spezies durch ihre Milchröhren vor der Ausrottung geschützt werden, vielleicht auch noch, daß dort die milchsaftreichen Individuen erhalten bleiben, während sehr milchsaftarme vernichtet werden.

Ob diese Schutzwirkung der Milchsäfte, auch wenn sich die Spezies jetzt gegen noch andere Tiere geschützt erwiesen, für die „Erwerbung, Erhaltung und Vervollkommnung" der Milchröhren (KNIEP, S. 190) in der Vergangenheit eine Rolle gespielt hat, wissen wir natürlich nicht.

B. Die Zellsaftante der Tiere.

Bei trophoplastenfreien und trophoplastenführenden Protozoen kommen Zellsaftante oder diesen nahestehende Ante vor, doch sind wir über sie kaum unterrichtet.

Bei den Metazoen spielen die Zellsaftante besonders deshalb keine Rolle, weil sie dieselben nicht wie die Pflanzen zur Vergrößerung ihrer Oberfläche gebrauchen. Die Zellsaftvakuolen sind den Metazoenzellen auch als Behälter für Wasser nicht nötig, denn dieses steht den Zellen der Metazoen aus dem Interzellularsaft (interzelluläre oder interstitielle Flüssigkeit), aus der Lymphe und dem Blut oder ähnlichen Körperflüssigkeiten hinreichend zur Verfügung. Da die Zellen durch die Lymphe und das Blut usw. mit Gebrauchsstoffen versorgt, und da ihre Abfallstoffe sofort durch Blut und dann Lymphe aufgenommen und durch die Drüsenzellen ausgeschieden werden, so brauchen auch zur Aufbewahrung wasserlöslicher Abfallstoffe keine Zellsaftante gebildet zu werden.

Wenn man das Gesagte berücksichtigt, so erscheint es verständlich, wenn den Protoplasten der Metazoen Zellsaftante, die denen der Pflanzen gleichen oder nahe stehen, fehlen. Botazzi (1911, S. 290) sagt: „In den jungen pflanzlichen Zellen, wie auch in der überwiegenden Mehrzahl der erwachsenen tierischen Sekretzellen (?) gibt es keine mikroskopisch sichtbaren Vakuolen, und mithin auch keine besondere Anhäufung eines Zellsaftes.“ Wie wir wissen, ist die Aussage für die Pflanzenzellen unrichtig; für die tierischen Zellen scheint es aber wahrscheinlich, daß bei ihnen dem Zellsaft ähnliche Gebilde fehlen. Es scheint auch, daß, wie zu erwarten, die ergastischen Stoffe meist im wasserarmen oder wasserfreien Zustand als Einschlüsse auftreten.

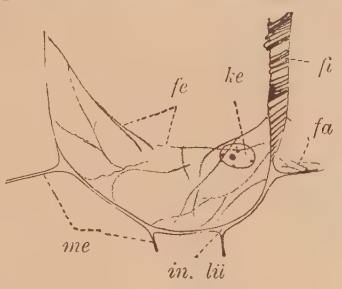


Fig. 134. Chordazelle der Larve von Petromyzon, angeschnitten. *me* Membran, *fi* Stützfibrille derselben, *fa* Gerüstfaden im Zellinnern, *ke* Kern, *in. lü* Interzellularlücken. Nach Schneider (1902, Fig. 582).

Wenn man in fixierten und gefärbten Präparaten helle Vakuolen sieht, so rühren sie allermeist nicht von Zellsaftanten, sondern anderen flüssigen oder festen Anten her, die nicht gefärbt wurden. Aber es wäre doch noch durch genaues Studium aller Einschlüsse des Zytoplasmas einer bestimmten Metazoenzelle und Beachtung der Frage, ob nicht auch sehr kleine Zellsaftante unter den Einschlüssen vorkommen, zu entscheiden, ob nicht in der Regel sehr kleine Ante von wässeriger Lösung in dem Zytoplasma der Metazoenzelle vorkommen. Voraussichtlich sind selbst wässerig flüssige Vakuoleninhalte tierischer Zellen dem Zellsaft der Pflanzen nicht ganz gleich zu setzen, denn sie werden vermutlich stets eine viel einfachere chemische Zusammensetzung zeigen als diese.

Es gibt anscheinend nur wenige Vorkommnisse, die für den Zellsaftanten der Pflanzen ähnliche Gebilde gelten können. Dazu gehören z. B. die Zellsaftante der Chordazellen der Tunikaten und Wirbeltiere, die

Blasenknorpel-Zellen (siehe Maurer 1915, Fig. 153), die Testazellen der Tunikaten, die Epithelzellen der Coelenteraten (Maurer 1915, Fig. 86, 87).

Die Chordazellen der Larven von Petromyzon planieri (Ammocoetes) zeigen nach C. Schneider (1902, S. 751) folgenden Bau (siehe Fig. 134):

Fig. 135. Schleimzellen der Nasengrube einer älteren Salamanderlarve. Aus Gurwitsch (1904, S. 187, Fig. 104).

„An den Zellen ist von fester Substanz manchmal nur die dünne Wand (Membran) erhalten, welche eine einzige große flüssigkeithaltige Vakuole umschließt; gewöhnlich wird letztere jedoch durchsetzt von feinen verästelten Fadenzügen. Der Kern liegt meist der Wand an, selten im inneren Gerüst. In der Membran sind mit Eisenhämatoxylin schwärzbare Stützfibrillen vorhanden. Der kleine Kern ist kreisrund oder stark abgeplattet.“ Diese Beschreibung ist richtig bis auf die Angabe, daß kein Zytoplasmabelag vorhanden sei, der das zentrale Flüssigkeitsant umschlösse.

Maurer (1915, S. 224) sagt über die Chordazellen im allgemeinen: „Die Zellen, zuerst rundliche Elemente darstellend, betätigen sich sehr früh, indem sie Schleimtropfen im Innern ihres Plasmakörpers ausbilden. Der Kern ist zunächst in der Mitte der Zelle angeordnet, von etwas Plasma umgeben. Von da erstrecken sich Fäden den Schleimtropfen durchsetzend, zu einer äußeren, die Zelle abschließenden Plasmaschicht. Bei weiterer Ausbildung von Schleim rückt der Kern in die Peripherie der Zelle, und wir finden nur einen oberflächlichen Plasmabelag der Zelle, deren Inneres von einem einzigen Gallertpfropfen erfüllt ist.“

Diese Beschreibung ist für uns interessant, denn es scheint nach ihr, als verliefe die Entwicklung dieser Zellen und ihres Schleimes ähnlich wie bei den Raphidenzellen. Nur wäre die frühe Ausbildung des Schleimes auffallend. Um mich über den Schleimgehalt der Chordazellen etwas zu orientieren, habe ich die Chordazellen einer etwa 11 cm langen Larve von Petromyzon auf Schleim geprüft. Feine Rasiermesserschnitte durch Alkoholmaterial wurden mit den Reagentien behandelt.

Jodjodkalium. Nur schwache Färbung der Zellhaut und des Protoplasten.

Basisches Bleiacetat. Keine Trübung des Zellinhaltes.

Methylenblauglyzerin. Keine Färbung des Zellinhaltes.

Korallin-Soda. Die meisten Zellen ungefärbt. Einige Zellen der Peripherie und wenige des Inneren der Chorda werden stärker lichtbrechend und zart rosa gefärbt.

Thionin. Nach 24 Stunden keine Färbung.

Mucikarmin. Färbt nicht.

Muchämatein. Keine Färbung.

Ebenso verhielten sich die Chordazellen der erwachsenen Neunaugen, nur trat auch mit Korallin-Soda keine Färbung ein.

Die Schleimzellen des Körperepithels färbten sich mit allen benutzten Farbstoffen, mit Ausnahme des Thionin, stark.

Es gibt also in der Tat schleimfreie zellsafthaltige Chordazellen, in deren Zellsaft wahrscheinlich nur osmotisch wirksame Stoffe gelöst sein werden. Und es wird wohl so sein, daß die Schleimsubstanz dem schleimfreien Zellsaft in ähnlicher Weise zugefügt wird, wie es bei den Pflanzenzellen der Fall ist.

Anders scheint es mit den Schleimanten der „Schleimdrüsenzellen" der Metazoen zu stehen. Wie aus zahlreichen Untersuchungen, unter anderen aus denen von Langley (1889) und Biedermann (1882, S. 263) hervorgeht, wird der Schleim im Zytoplasma in Form kleiner, fast fester, zähflüssiger Gallertante ausgeschieden, die erst später unter Aufnahme von Wasser anschwellen (siehe auch Heidenhain 1907, S. 361, 363, 397). Solche Schleimgallertante, die vermutlich nicht nur Schleimsubstanz (Muzin usw.), sondern noch andere Stoffe enthalten (siehe Oppenheimer, Biochemie 3. Bd., 1. Hälfte, 1910 und Oppel, Mikr. Anat. d. Wirbeltiere, Jena, 3. Teil, 1900, S. 499), sind besser nicht zu den Zellsaftanten zu stellen, können aber zu solchen gelöst werden.

In Fig. 135 ist eine Schleimzelle aus der Nasengrube einer Salamanderlarve abgebildet. Das grau Punktierte ist das Zytoplasma, die hellen Stellen im oberen Teil entsprechen den Gallertanten.

Die Entstehung der Schleimante schildert M. Heidenhain (1907, S. 358) für die Becherzellen aus dem Darmepithel des Salamanders.

VII. Das Zytoplasma.

1. Einleitung.

Das Zytoplasma ist ein Organ der Zelle. Wenn es auch nicht mit Sicherheit bewiesen ist, daß es niemals neu entstehen kann, so ist doch eine Neuentstehung desselben niemals beobachtet worden, und es wird auch die Annahme einer solchen durch keine Erfahrungstatsache gefordert.

Das Zytoplasma ist gegenüber den anderen Organen des Protoplasten von den Biologen etwas vernachlässigt, obgleich es für das Leben der Zelle ebenso wichtig ist wie der Kern, und wichtiger als die Trophoplasten, ohne die ja Leben möglich ist. Aber die Trophoplasten haben sich durch ihre gut zu untersuchenden physiologischen, der Kern durch leicht zu sehende morphologische Eigenschaften in den Vordergrund gerückt.

Das Zytoplasma haben wir als eine wässerige Lösung bezeichnet und werden es weiter als eine optisch und physiologisch homogene kolloide Flüssigkeit kennen lernen.

Trotz der amikroskopischen Struktur des Zytoplasmas ist dasselbe äußerst kompliziert zusammengesetzt. Wir müssen zuerst von allen den Stoffen, welche in einem Zytoplasma als ergastische Gebilde auftreten, annehmen, daß sie auch mindestens in kleinen Mengen in diesem Zytoplasma gelöst enthalten sind. Solche homogen in einem Organ gelösten Stoffe bezeichnen wir als ergastische Organstoffe. Zuerst finden sich danach also als ergastische Organstoffe im Zytoplasma Eiweißstoffe, Kohlehydrate, Fette, dann Salze, die sich ja in Mannigfaltigkeit in den Zellsaftanten vorfinden, zuletzt immer bestimmte Abfallstoffe. Makrochemisch ist über das Vorkommen solcher Stoffe im homogenen Zytoplasma nichts bekannt, selbst über das Vorkommen von Eiweißstoffen im homogenen Zytoplasma sind wir durch die Makrochemie gar nicht, durch die Mikrochemie kaum unterrichtet. Mikrochemisch wissen wir nur durch einen Versuch von mir (Kap. VII, 9 B.), daß es auch danach so scheint, als fänden sich im Zytoplasma Eiweißstoffe wenigstens in einer solchen Menge, daß sie sich durch die Xanthoproteinreaktion verrieten. Das „Plastin", welches Zacharias mikrochemisch fand, ist ein ganz unbekannter Stoff. Es ist aber zu betonen, daß es das ungemein häufige Vorkommen der Allinante neben dem Vorkommen der Eiweißkristalle äußerst wahrscheinlich macht, daß reichlich Eiweißkörper (vorzüglich Allin) im Zytoplasma vorkommen. Die ergastischen Organstoffe des Zytoplasmas bedingen die gröberen physikalischen Eigenschaften des Zytoplasmas, welche mit denen toter kolloider wässeriger Lösungen in Übereinstimmung stehen.

Außer den ergastischen Organstoffen sind aber in dem Wasser, welches das Dispersionsmittel für alle im Zytoplasma amikroskopisch gelösten Substanzen bildet, noch Vitüle gelöst, welche die Unterschiede zwischen der homogenen Zytoplasmaflüssigkeit und toten kolloiden wässerigen Lösungen wesentlich verursachen.

Die Zytoplasmavitüle sind als höchst komplizierte Systeme von Mionen aufzufassen, welche eine vererbbare Struktur besitzen und mit den Kernvitülen, welche den Zytoplasmavitülen wesentlich ähnlich, aber doch ganz anders gebaut sind als diese, sowie mit den ergastischen Organstoffen zusammen arbeitend, die Lebenserscheinungen hervorbringen (siehe Kap. VII, 5).

Die quantitative Zusammensetzung des mit ergastischen Gebilden beladenen Zytoplasmas verschiedener Zellen ist sehr verschieden. In den verschiedenen Zytoplasmen stehen schon die Mengen der ergastischen Gebilde, ergastischen Organstoffe und Vitüle in einem sehr verschiedenen Verhältnis. So enthalten z. B. wahrscheinlich die Spermatozoiden, bezogen auf die in ihnen enthaltenen Vitüle, wenig ergastische Organstoffe und sehr wenig oder gar keine ergastischen Gebilde, die Eier auf die gleiche Masse von Vitülen mehr ergastische Organstoffe und viel mehr ergastische Gebilde als die Spermatozoiden.

Das Zytoplasma ist ein sehr wandelbares Organ, gegen welches der Kern starr erscheint, der sich fast wie ein verhältnismäßig inaktives Hilfsorgan des Zytoplasmas zu verhalten scheint.

Zuerst bildet es von allen Organen die zahlreichsten ergastischen Gebilde in sich aus. Während der Kern nur Eiweißante enthält, die Trophoplasten Eiweißante, Kohlehydratante und eine Art von Sekretanten ausscheiden, bildet das Zytoplasma Eiweiß-, Fett-, Kohlehydratante und sehr verschiedene Arten von Abfallanten in sich aus, ein Zeichen, daß in ihm eine rege physiologische Arbeit geleistet wird.

Das Zytoplasma ist gegenüber Kern und Trophoplasten zu einer sehr lebhaften Bewegung befähigt. Wie weit es die Bewegungen der Zelle beherrscht, werden wir erst später sehen.

Eine ganz besondere Wichtigkeit besitzt das Zytoplasma dadurch, daß es von allen Organen am besten befähigt ist, sich in alloplasmatische Gebilde zu verwandeln, die vorzüglich in der tierischen Zelle eine bedeutende Rolle spielen. Auch diesen Punkt werden wir erst in einem späteren Kapitel behandeln.

In den Abschnitten dieses Kapitels werden wir uns nur mit den Eigenschaften des normalen Zytoplasmas, ohne Rücksicht auf dessen Bewegungsmorphologie und Umgestaltung beschäftigen und das zu begründen suchen, was wir hier andeuteten.

Auf einen Punkt müssen wir hier noch eingehen.

Es ist eine sichergestellte Tatsache, daß weder Kern ohne Zytoplasma noch Zytoplasma ohne Kern lebensfähig sind (z. B. Nussbaum [1884, 1886], Gruber [1885], Verworn [1891]), was wir so auffassen, daß Kern und Zytoplasma als Maschinenteile zusammenarbeiten müssen, wenn Leben bestehen soll.

Danach müssen wir erwarten, daß im Befruchtungsprozeß, bei welchem zwei etwas verschiedenartige Flüssigkeitsmaschinen

verschmelzen, und bei welchem das Verschmelzungsprodukt die Eigenschaften beider Maschinen gemischt zeigt, beide Maschinenteile ihre Eigenschaften übertragen, so daß auch bei der Teilung der Maschinen die Eigenschaften von Kern und Zytoplasma vererbt werden.

In der Tat ist es so, daß bei der normalen Befruchtung beide Maschinenteile, die beiden Zytoplasmen und die beiden Kerne zur Verschmelzung gelangen. Obgleich die männlichen Geschlechtszellen sehr klein sind gegenüber den Eiern, mit denen sie verschmelzen, besitzen sie doch, was jede genauere Untersuchung gezeigt hat, um den Kern stets eine Hülle von homogenem Zytoplasma, die um so zarter erscheint, je mehr der Kern der männlichen Geschlechtszelle gestreckt ist. Als Beispiel können die Spermatozoiden der Farne (Zacharias 1887a) und die zahlreichen männlichen Geschlechtszellen, welche untersucht wurden, um den Eintritt der Chondriosomen in das Ei zu beweisen (z. B. Meves [1910—1911], [1915]), dienen.

Ein direkter Beweis dafür, daß das Zytoplasma Eigenschaften der Zelle zu übertragen vermag, ist durch die Tatsache gegeben, daß bei der Pfropfung nur dann Eigenschaften eines Pfropfkomponenten auf den anderen übertragen werden, wenn sich das Zytoplasma beider Komponenten verbindet (Arth. Meyer 1914).

Strasburger (1884) und O. Hertwig (1884) stellten die Hypothese auf, daß nur der Kern die Vererbung der Eigenschaften der Zellmaschine besorge. Im Zytoplasma erblickt Strasburger (Die Kultur der Gegenwart, 3. T., 4. Abt., 2. Bd., 1. T., 1913, S. 66) „nur das Substrat, in welchem der Zellkern seine erblichen Funktionen verrichtet“; nach Hertwig (1884, S. 34) „vermittelt es den Verkehr mit der Außenwelt, indem sich in ihm die Ernährungsprozesse abspielen, und es zur Gewebebildung in Beziehung steht; der Kern dagegen erscheint als das Organ der Fortpflanzung und Vererbung“. Für diese Theorie ist bisher kein zwingender Beweis erbracht. Ich brauche auf sie deshalb hier nicht einzugehen, sie ist auch schon oft als unbewiesen gekennzeichnet worden. Ich verweise z. B. auf die Kritiken von Lundegardh (1910, S. 287) und Verworn (1915, S. 641).

Wir müssen also festhalten, daß auch das Zytoplasma, genau so wie der Kern seine Eigenschaften auf die Nachkommen der Zelle vererbt, und daß wir schon deshalb gezwungen sind, Vitüle in beiden anzunehmen.

2. Das Zytoplasma eine optisch, mikroskopisch und ultramikroskopisch homogene kolloide Lösung.

Mohl schlug (Bot. Zeitung, 1846, S. 75) den Namen Protoplasma für die „halbflüssige, stickstoffhaltige, in der Zellhöhlung verbreitete Substanz“ vor. Der Name hätte gut für den jetzt Zytoplasma benannten Begriff erhalten bleiben können. In der Tat wird er auch noch in dieser Weise von manchen Autoren, z. B. von Oskar Hertwig (1912, S. 11), Gurwitsch (1904) gebraucht. Strasburger (1882, S. 4) wandte aber dann den Namen

Protoplasma für das an, was ich den Protoplasten nenne und mußte deshalb einen neuen Namen für das von Mohl gemeinte bilden. Er sagte: „Unter Protoplasma verstehe ich den ganzen lebendigen Leib der Zelle, also Zellplasma, Zellkern, Chromatophoren und andere Bildungen, soweit sie lebendig sind“ und bildete die Namen: „Zellplasma oder Zytoplasma, Kernplasma, Chromatoplasma.“ Der Name Zytoplasma hat sich bei den Botanikern, teilweise auch bei den Zoologen (z. B. Wilson, 1900, S. 41) eingebürgert. Strasburger hat dann weiter (Anat. Anzeiger Nr. 6 und 7) die Annahme vertreten, das Zytoplasma der Pflanze bestehe aus zwei Bestandteilen. Er sagt in seinen Histologischen Beiträgen (1893, Heft 5, S. 97):

„Die Vorgänge bei der Zellbildung, Zellteilung und der Anlage der Spermatozoiden waren es, welche mir die Vorstellung aufdrängten, daß im Zytoplasma zwei Bestandteile in ihrer Tätigkeit besonders gegenüberzustellen seien. Der eine Bestandteil ist es, dem die Strahlung um die Zentrosphären, dann auch, wenigstens in pflanzlichen Zellen, die Spindelfasern und Verbindungsfäden ihre Entstehung verdanken, und welcher die Wirkungssphäre der kinetischen Zentren im Zytoplasma bestimmt; ich nannte ihn Kinoplasma. Der andere Bestandteil steht in seinen körnigen Teilen, dem sogenannten Körnerplasma, vor allem im Dienste der Ernährungsvorgänge, während seiner Hautschicht, wie Noll zu zeigen suchte, außer ihren sonstigen Funktionen die Aufgabe zufällt, als spezifischer Reizempfänger zu wirken, außerdem in maßgebender Weise an der Gestaltung des Pflanzenkörpers sich zu beteiligen. Ich habe diesen zweiten Bestandteil, der die Hauptmasse des Zytoplasmas bildet, dem Kinoplasma gegenübergestellt und als Nährplasma oder Trophoplasma bezeichnet; ich glaubte diese Bezeichnung um so mehr wählen zu dürfen, als ja auch die meisten Reiz- und Gestaltungsvorgänge bei der Pflanze in Beziehung zur Ernährung stehen. Dem Trophoplasma sind als besonders ausgegliederte Teile auch die Chromatophoren beizuzählen.“

1896 (S. 212) habe ich eine Einteilung der Bestandteile der Zelle bekannt gegeben, welche auf anderen Vorstellungen beruht. Ich hob die Chromatophoren scharf als Organe des Protoplasten heraus und unterschied die ergastischen Gebilde scharf von dem protoplasmatischen Organ „Zytoplasma“ und von den alloplasmatischen Gebilden.

Hiernach erweiterte dann, wie Körnicke (1903, S. 68) berichtet, Strasburger seinen Begriff des Kinoplasmas:

„Das Kinoplasma ist es, welches besonders bei der Kern- und Zellteilung aktiv eingreift. In seinem aktiven Zustande besitzt es fädige Struktur (Filarplasma).“ — „Das übrige Plasma, Trophoplasma oder Nährplasma verhält sich bei den Teilungsvorgängen passiv. Es besitzt Wabenbau und zeichnet sich durch seinen Reichtum an Körnchen und metaplasmatischen Einschlüssen aus (Strasburger, Jahrb. f. wissensch. Botanik, 1898, Bd. 31, S. 516). — Kinoplasmatischer Natur sind nach Strasburger die Hautschicht, die Spindelfasern, ferner die Plasmastrahlungen um die Zentrosomen und auch wohl diese selbst, die Zilien, schließlich die Kernwand, während die übrigen zytoplasmatischen Teile der Zelle aus Trophoplasma bestehen; so gehören die Wände der Vakuolen dem Trophoplasma an, gehen doch die Vakuolen aus Waben des Alveolarplasmas hervor, welche sich vergrößern, abrunden und zur Bildung größerer Safträume miteinander verschmelzen.“

1907 (S. 20) und 1912 (S. 74) habe ich meinen Begriff „Zytoplasma“ danach noch etwas genauer definiert, so wie wir ihn auch jetzt festhalten. Es entspricht dieser Begriff ungefähr dem, was Hanstein (1880a, S. 22) als „gleichmäßige Grundsubstanz“ (neuerdings nicht unpassend als „Hyaloplasma“ bezeichnet, was Strasburger Trophoplasma nennt und von dem Kör-

NICKE sagt, es besitze Wabenstruktur und zeichne sich durch seinen Reichtum an Körnchen und metaplasmatischen Einschlüssen aus.

Wir definieren danach das protoplasmatische Organ „Zytoplasma" als denjenigen Bestandteil des Protoplasten, welcher als Dispersionsmittel für alle übrigen Organe und alloplasmatischen Gebilde des Protoplasten und für die ergastischen Gebilde der Zelle dient.

Diese Definition ist, was ich hauptsächlich auch im Gegensatz zu HEIDENHAIN's (1907, S. 24) Ansicht über eine dieser Bestimmung nahestehende Definition des Begriffes Zytoplasma besonders betonen möchte, durchaus wissenschaftlich wertvoll, denn sie entspricht den Tatsachen und nötigt uns bei jedem mikroskopisch sichtbaren dispersen Gebilde die Frage auf, ob es ergastischer Natur, ob es alloplasmatischer Natur oder ob es ein protoplasmatisches Organ sei. Die Definition wirkt so in morphologischer und physiologischer Richtung hin anregend für die Forschung.

Es soll nun von uns die Frage entschieden werden, ob dieses so definierte Zytoplasma eine optisch homogene Flüssigkeit ist, oder ob es in irgendeiner Weise mikroskopisch strukturiert ist. Wir werden diese Frage für das lebende Zytoplasma der Pflanzenzelle zu entscheiden versuchen. Wenn es zuträfe, daß das Zytoplasma der Pflanzenzelle optisch homogen wäre, so würde es bewiesen sein, daß die äußerst komplizierten Tätigkeiten dieser Zellen mittels homogenem Plasma möglich wären, und es wäre beim Auftreten von Inhomogenitäten in Zellen anderer Organismen der Verdacht gerechtfertigt, daß es sich dort um Einlagerungen von alloplasmatischen oder ergastischen Gebilden in homogenes Zytoplasma handele.

Es ist nun zuerst die Anschauung vertreten worden, daß das Zytoplasma selbst eine körnige Struktur besäße, daß es also aus einer homogenen Substanz bestände, in welcher morphologisch und physiologisch zum aktiven Zytoplasma gehörende Körnchen lägen. OSKAR HERTWIG (1912, S. 13) schreibt: „In keinem Protoplasma fehlen kleinste, nur wie Punkte erscheinende Körnchen, die Mikrosomen, die bald spärlicher, bald reichlicher vorhanden und in eine bei schwächerer Vergrößerung homogen aussehende Grundsubstanz eingebettet sind. Je nach ihrer Menge sieht daher das Protoplasma bald mehr durchscheinend hyalin, bald etwas dunkler und körnig aus."

Wie STRASBURGER, der von seinem Trophoplasma sagt, es besitze Wabenbau und zeichne sich durch seinen Reichtum an „Körnchen und metaplasmatischen Einschlüssen" aus, es im Unklaren läßt, ob er meine, die Körnchen gehörten zur Struktur des Zytoplasmas, so ist auch aus den Sätzen von HERTWIG eine Antwort auf eine solche Frage nicht sicher herauszulesen. So ist es auch sonst in der Literatur ähnlich, da ja die Fragestellung in bezug auf die sichtbare Struktur des Zytoplasmas bisher keine scharfe war.

Wenn wir die Frage klären wollen, ob das Zytoplasma „Körnchenstruktur" besitzt oder homogen ist, so können wir zuerst die Frage entscheiden, ob das normale lebende Zytoplasma der Pflanze auf größere Strecken homogen sein k a n n. Ist das der Fall, so sind die Körnchen nicht absolut notwendig für die Leistungen des Zytoplasmas. Dann können wir auch die Frage

entscheiden, ob die Körnchen alle ähnlich und wesensgleich untereinander sind wie z. B. die Zellkerne oder wie die Chromatophoren, oder ob sie sehr verschiedenartig sind. Wäre letzteres der Fall, so wäre es unwahrscheinlich, daß die Körnchen wichtige Strukturbestandteile des Zytoplasmas wären, denn im Bau so grober mikroskopischer Strukturelemente der Zelle kann wohl keine sehr auffallende Ungleichheit auftreten, wenn sie wesentliche Bestandteile des wirksamen Mechanismus sind. Ferner können wir versuchen, nachzuweisen, ob die Körnchen eines Zytoplasmas alle ergastischer Natur sind. Ist der Nachweis nur in einem Fall gelungen, so ist der Beweis geliefert, daß die „Körnchenstruktur" keine für das Zytoplasma nötige Eigenschaft ist. Wir werden sehen, daß die Fragen in dem Sinne entschieden werden können, daß das Zytoplasma optisch homogen ist.

Ferner wird immer noch die von Bütschli (1892, 1901) begründete Anschauung vertreten, daß das Zytoplasma eine wabige oder schaumige Elementarstruktur, „Wabenstruktur", besäße. Wenn auch diese Meinung schon bedeutend an Boden verloren hat, so spielt sie doch merkwürdigerweise immer noch eine Rolle in der Literatur, so daß wir uns damit doch noch auseinandersetzen müssen.

So hält z. B. Gurwitsch (1904, S. 10) die Auffassung Bütschli's für aussichtsreich, und auch Rhumbler (1914, S. 524) fußt noch auf Bütschli.

Bütschli ist der Meinung, daß die Schaum- oder Wabenstruktur eine Struktur sei, die dem Plasma als solchem stets zukäme, eine Elementarstruktur der protoplasmatischen Gebilde. Die Struktur soll dabei der in unserer Fig. 8b (Typus E) abgebildeten entsprechen, bei welcher die Waben nach der Formel (Fl + Z) gebaut sind; ihre Wände bestehen aus zähflüssiger, ihr Inhalt aus leichtflüssiger Masse.

Diese Anschauung Bütschli's steht zuerst in direktem Widerspruch zu der relativ geringen Formbeständigkeit und Leichtflüssigkeit des Zytoplasmas, denn Schäume sind (wie wir auch schön an den Resultaten unserer Zentrifugierversuche mit Cladophoren erkennen können) stets sehr formbeständig. Nach Lepeschkin (1911, S. 185) sind die „Schäume", die Bütschli aus Olivenöl darstellte und zum Studium der Eigenschaften der Schäume und zum Vergleich mit den Eigenschaften des Plasmas herbeizog, gar keine typischen Schäume, sondern Emulsionen gewesen.

Die physikalischen Eigenschaften des von gröberen Einschlüssen freien Zytoplasmas sind durchaus die einer leicht- bis zähflüssigen Flüssigkeit, noch nicht einmal die einer immer noch relativ formbeständigen typischen Gallerte, die ja nach Bütschli auch stets wabig gebaut sein soll. Aber wenn man das Zytoplasma auch mit Gallerten vergleichen wollte, so würde das nichts für die Wabenstruktur beweisen, denn wir haben im Kapitel IV gesehen, daß die typischen Gallerten der Amylose nicht wabig gebaut sind, wie auch Hardy und Zsigmondy (1912, S. 253) bei Gelatinegallerte keine Wabenstruktur beobachten konnten, so daß es wahrscheinlich ist, daß es gar keine Wabengallerten gibt.

Es läßt sich also aus der physikalischen Natur des Zytoplasmas und der Schäume gar kein zwingender Grund dafür ableiten, daß das Zytoplasma Wabenstruktur besitzt.

Es könnten sich nun vielleicht aus dem, was man direkt von Strukturen des Plasmas sehen kann, Anhaltspunkte für die Anschauung Bütschli's ableiten lassen. Aber da finden wir, daß Bütschli gar keine sicheren Grundlagen dieser Art gibt. Es läßt sich leicht zeigen, daß vielerlei, was Bütschli als sichtbare Wabenstruktur anführt, mit einer solchen gar nichts zu tun hat.

Ich habe schon auf S. 27, Kap. IV Beweise für diese meine Behauptung erbracht. So sah Bütschli im Zellkern des Regenwurms, im Blutkörperchen von Rana, in den Stärkekörnern Waben, die nichts weniger als „Wabenstruktur" sind und deutete die Struktur, welche im Zytoplasma einer Bakterie durch eingelagerte Fettropfen entstanden war, als „Wabenstruktur".

Über die Stärkekornstruktur, die ein besonders instruktives Beispiel für die Unbrauchbarkeit der Angaben Bütschli's über sichtbare „Wabenstrukturen" sind, weise ich auf das hin, was ich 1895, S. 157; 1896, S. 328; 1907, S. 137; 1913, S. 38, Anmerkung 1 geschrieben habe.

Eine wabenähnliche Struktur, bei welcher die Wabenwände optisch dichter als der Wabeninhalt und relativ zähflüssig, der Wabeninhalt leichtflüssig ist, kann bekanntermaßen im Zytoplasma da entstehen, wo Zellsaftvakuolen dicht gedrängt im Zytoplasma liegen, und es ist gegenüber der Bütschli'schen Anschauung noch die Frage zu diskutieren, ob außer solchen durchaus nicht häufig vorkommenden Strukturen aus Zytoplasma + Zellsaftanten noch eine ähnliche Struktur des Zytoplasmas, eine „Wabenstruktur" vorkomme.

Ich habe 1895 (S. 306) geschrieben: „Aus der Darstellung Bütschli's geht hervor, daß er nur denjenigen Bestandteil des Protoplasten, welcher bis 1 μ weite Maschenräume (nur selten bis 8 μ, z. B. bei Bursaria, S. 153) besitzt, als eigentliches Protoplasma auffaßt; er hält nur die feine schaumige Vakuolisierung für die eigentliche Plasmastruktur (S. 108). Größere Vakuolen (teilweise schon Netzstruktur von 0,005 mm Durchmesser) sind Bütschli etwas, was nicht zur „eigentlichen" Plasmastruktur gehört, ebenso die in den Maschenwänden vorkommenden Körnchen. Wo keine Struktur im Plasma sichtbar ist, glaubt Bülschli, daß die Wabenwände so fein geworden seien, daß man sie nicht mehr erkennen könne (S. 171)." „Mir erscheint das Verfahren, eine bestimmte Vakuolengröße für den Maßstab von deren Bedeutung zu machen, völlig willkürlich".

Crato (1896) erklärt, wie ich es tat, alle derartigen Schaumstrukturen des Zytoplasmas der lebenden Zellen als vollkommen gleichwertig; ihre Größe bedingt keinen Unterschied, sie finden sich in allen Größen zwischen 27000 Kubikmikromillimeter und 1 Kubikmikromillimeter (S. 415).

Auch Wilson (1900) ist wesentlich derselben Meinung und sagt (S. 50):

„When, however, smaller vacuoles or metaplasmic granules ar evenly distributed through the protoplasm, a „pseudo-alveolar" structure (Reinke) arises that can often hardly be distinguished from the „true" alveolar structure of Büt-

SCHLI. (In the latter the alveolar spheres are, according to BÜTSCHLI, not more than one or two microns in diameter.) Comparative study shows that all gradations exist between the „false“ and the „true“ alveolar structures and that no logical ground of distinction between the two exists (This has been demonstrated in the cells of plants by CRATO (1896), and more recently by the writer (1899), in the case of echinoderm and other eggs). We thus reach ground for the conclusion that the coarser secondary alveolar or reticular formations are to be regarded as only an exaggeration of the primary structure, and that the alveolar material of BÜTSCHLI's structure belongs in the same general category with the passive or metaplasmic substance.“

Man kann sich auch leicht überzeugen, daß zwischen der Natur der kleinsten und größerer Vakuolen einer Zelle mit leichtflüssigem, schwach lichtbrechenden Inhalt kein Unterschied aufzufinden ist, daß sich die kleinsten Vakuolen dieser Art nicht irgendwie wesentlich von „Zellsaftvakuolen“ unterscheiden.

Das gilt auch für die Beispiele, welche BÜTSCHLI (1892, S. 79) aus dem Pflanzenreich anführt. Er betrachtet als „Wabenstruktur“ die aus Zellsaftvakuolen + Zytoplasma gebildeten Strukturen des Protoplasmas einiger Pflanzenhaare. Ich gebe in dem Folgenden wieder, was er darüber sagt und füge eine Kopie seiner Fig. 14 (unsere Fig. 136) bei.

BÜTSCHLI schreibt also S. 79 seines Buches:

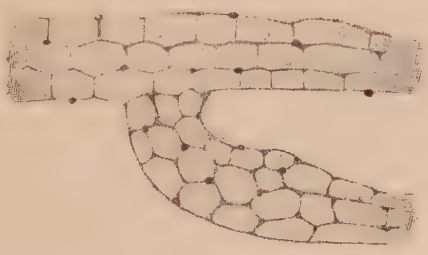


Fig. 136. Kopie der Fig. 14, Taf. II, BÜTSCHLI (1892). Siehe auch dort S. 232. Vergr. ungef. 2000fach.

„Einige Beobachtungen am strömenden Plasma pflanzlicher Zellen. — Ohne dieses Gebiet ernstlich in Angriff zu nehmen, habe ich doch gelegentlich einige der bekannten Objekte, welche die sogenannte Zirkulationsströmung des Plasmas gut zeigen, nämlich die Staubfadenhaare von Tradescantia virginica, die Brennhaare von Urtica urens und Haare einer Malva sp. untersucht. Die Ergebnisse waren im wesentlichen überall dieselben. Fast stets beobachtet man an den langgezogenen Plasmasträngen, welche den Zellsaft in den verschiedenen Richtungen durchsetzen, eine sehr schöne längsfibrilläre Struktur, wobei die Richtung der Fasern der Längsrichtung, resp. der Streckung der Stränge stets parallel läuft. An günstigen Stellen kann man sich auch schon an lebenden Objekten überzeugen, daß es sich nicht um isolierte Fibrillen handelt, sondern um maschig verbundene. Die Struktur ist durchaus diejenige, welche uns schon an den stärkeren Pseudopodienstämmen der Rhizopoden begegnete. Natürlich wird die Beobachtung auch hier durch die beständigen Verschiebungen und Veränderungen des gedehnten Maschenwerks beträchtlich erschwert.

„Zwei lebende Plasmastränge aus den Haarzellen einer Malva sp., links stockt die Strömung, weshalb hier die Struktur unregelmäßig wabig erscheint; in dem angrenzenden Strang dagegen, welcher in Strömung begriffen ist, erscheint sie deutlich fibrillär.“

Im allgemeinen fand ich in den Haaren von Urtica und Malva deutlichere Bilder als bei Tradescantia. Wo sich die Strömungen vorübergehend stauen, resp. da, wo Partien der Plasmastränge gelegentlich zur Ruhe gelangen, findet sich besonders günstige Gelegenheit zur Beobachtung des Maschenwerks, welches in den massigen Ansammlungen, die bei Stromstockungen entstehen, deutlich seinen Strukturcharakter verändert, indem es aus der faserig-maschigen in die gewöhnliche netzmaschige Beschaffenheit übergeht. Umgekehrt läßt sich der Übergang solcher netzmaschigen Partien in faserige verfolgen, wenn sie wieder zu Strängen ausgezogen werden. Fig. 14, Taf. II stellt die Randpartie eines strömenden Plasmastranges von Malva dar, in welche seitlich ein anderer Strang mündet, dessen Strömung an der Einmündungsstelle ins Stocken geraten ist. Diese etwas angeschwol-

lene Stelle erscheint daher seitlich netzmaschig, wogegen die Fortsetzung des Stranges, sowie der strömende Strang sehr schön faserig-maschig sind. Bei dieser Malva, wie gelegentlich auch an anderen Objekten, überzeugte ich mich ferner sehr bestimmt, daß die Struktur der Plasmastränge bei der Abtötung durch geeignete Reagentien, wie Alkohol, Pikrinschwefelsäure usw. keine Veränderung erleidet, abgesehen, daß sie schärfer und deutlicher wird. Man hat häufig Gelegenheit, zu minimaler Dünne ausgezogene Plasmafädchen zu beobachten, an welchen von einer Struktur nichts mehr wahrzunehmen ist. Wo diese Fädchen Anschwellungen besitzen, ist dagegen die Netzstruktur stets klar zu erkennen. Auf Tafel VI, Fig. 3 ist solch ein strukturloses Fädchen mit einer deutlich netzigen Anschwellung abgebildet. Die Beurteilung der eventuellen Strukturverhältnisse der dünnsten Fädchen stößt auf dieselben Schwierigkeiten, welche wir schon für die feinsten Pseudopodien der Rhizopoden erörterten.

An der dünnen Plasmaschicht, welche als kontinuierliche Lage die Innenwand der Zellwand überzieht, ist die Netzstruktur sehr blaß und nur schwierig zu erkennen, was wegen der minimalen Dünne dieser Lage (obgleich ich im optischen Durchschnitt die netzige Beschaffenheit dieser wandständigen Plasmaschicht noch nicht deutlich bemerken konnte, bin ich doch der Ansicht, daß sie nur die Dicke einer Maschenlage besitzen kann) nicht erstaunlich ist. Dennoch konnte ich sie auch hier in der Flächenansicht beobachten.

Nach Behandlung mit geeigneten Reagentien tritt sie sehr deutlich hervor. Da, wie wir sahen, die Stellen mit im Leben deutlicher Struktur durch die angewandten Reagentien keine Veränderungen erfahren, so haben wir alles Recht, auch die netzige Struktur der wandständigen dünnen Plasmaschicht, obgleich sie erst durch Reagentienbehandlung ganz deutlich wird, als normale Erscheinung zu beurteilen.

Im allgemeinen erwiesen meine Erfahrungen über die Strukturverhältnisse des lebenden, wie des mit Reagentien behandelten strömenden Plasmas der Pflanzenzellen seine nahezu vollkommene Übereinstimmung mit dem ja auch in den Bewegungserscheinungen so ähnlichen retikulosen Rhizopoden."

Ich habe einige Haare der Pflanzen mit Bezug auf die von Bütschli gesehene Struktur des Zytoplasmas untersucht; eine Malvenspezies mit zu diesen Untersuchungen geeigneten Haaren konnte ich nicht auffinden.

Es zeigte sich, daß die Sache genau so lag, wie man es vom Standpunkt der Anschauung, daß der Inhalt der Zellsaftvakuolen durchaus ergastischer Natur ist, erwarten muß. Es gibt große Partien des Zytoplasmas, die ganz frei von Zellsaftvakuolen sind, solche, in denen kleine kugelförmige, solche, in denen mehr oder weniger dicht gelagerte und gegeneinander abgeplattete, und solche, in denen größere kugelförmige oder abgeplattete, eventuell neben kleinen vorkommen. Dabei können die Vakuolen im Wandbelag vorkommen und werden dann, wenn sie klein sind und dicht liegen, und wenn der Wandbelag sehr dünn ist, zu einer einfachen Schicht flachen Schauminhaltes zusammengedrückt. In dickeren Massen des Zytoplasmas runden sich kleinere oder größere Vakuolen ab, wenn sie nicht zu dicht liegen, also so z. B. da, wo mehrere Zytoplasmastränge von einer Stelle abgehen, oder in der Nähe des Zellkernes, oder an der Spitze wachsender Haare. Liegen sie dort sehr dicht, so kann es auch dort zu einer typischen Schaumstruktur kommen, doch ist das ein seltener Fall. Ganz dünne Zytoplasmafäden enthalten, wenn sie nicht torulös aufgetrieben sind, keine Spur der Vakuolen, denn das Zytoplasma läuft gleichsam an den Vakuolen ab, wie es auch Crato in seiner Abbildung (1896, Fig. 76) und der Beschreibung dazu, angibt. Selten kommt es vor, daß eine oder mehrere Vakuolen mit dem Zytoplasmafaden befördert

werden, dann ändern sie ihre Form mehr oder weniger und bilden allermeist Anschwellungen in dem Zytoplasmafaden, der in seinem dünnen Teil durchaus homogen bleibt. Es kann also keine Rede davon sein, daß das Zytoplasma überall und immer in den Haarzellen in Schaum verwandelt sei, es kann nur hier und da vorkommen, und das Zytoplasma selbst erscheint hier durchaus als eine homogene, relativ leicht bewegliche Flüssigkeit.

Unter den Haarzellen von Cucurbita fand ich solche, bei denen in den allermeisten Zytoplasmapartien des Wandbelages und der strömenden Zytoplasmamasse Vakuolen fehlten, dann aber auch solche, wo der Wandbelag von der Fläche gesehen und durch dicht gelagerte Zellsaftvakuolen wabig war oder wo in den dickeren inneren Zytoplasmapartien, vorzüglich da, wo mehrere Zytoplasmafäden von einer Stelle entsprangen, mehr oder weniger zahlreiche kugelförmige oder dicht gedrängte abgeplattete, die den von Bütschli in Fig. 136 für Malva dargestellten ähnelten. Wenn man die Homogenität des Zytoplasmas erkennen will, muß man sich selbstverständlich mit dem Aussehen der zweierlei Arten von „Mikrosomen“ genau vertraut machen, die in ihm vorkommen.

Die Wurzelhaare von Trianaea bogotensis sind wegen ihrer Dicke keine besonders günstigen Objekte; ich habe sie auf die Vakuolen nur deshalb untersucht, weil Crato auch für sie von einem Netzwerk usw. im Protoplasma spricht. Der Kern dieser Haare liegt immer in der Basis des Haares und ist von einer größeren Menge von Zytoplasma umgeben. Dieses findet sich in jungen Haaren innerhalb der Spitze in Zirkulations-, an der Basis in Rotationsbewegung, in alten nur in Rotationsbewegung. Neben Leukoplasten und „Mikrosomen“ im Zytoplasma und Oxalatkristallen im Zellsaft finden sich außer der großen Zentralvakuole auch kleine Zellsaftvakuolen im Zytoplasma. Diese sind in jüngeren Haaren in den dickeren Zytoplasmapartien allermeist völlig kugelförmig und treten oft wie Blasen aus dem bewegten Zytoplasma heraus. Sie können sehr klein und bis 30 μ groß sein; Schaumstruktur habe ich dort nie gesehen. Im Zytoplasmabelag älterer Zellen, der größtenteils homogen sein kann, findet man einzelne kreisförmige kleine oder Gruppen von Vakuolen, in denen sich die Einzelvakuolen dann gegeneinander abplatten können.

Bei Tradescantia virginica habe ich keine kleinen Zellsaftvakuolen in größerer Anzahl gesehen, während Crato genau solche Strukturen wie bei Urtica (Fig. 137), welche aus ungefähr 1 μ großen Zellsaftvakuolen gebildet werden, gesehen hat. Bütschli sagt, er habe bei Tradescantia weniger deutliche Bilder gefunden als bei Urtica. Ich bin allerdings sehr vorsichtig beim Einschluß der Haare gewesen und habe eine Reizung der Zellen möglichst vermieden.

In Haaren von Pelargonium, wo nach Crato „die dem Protoplasma zugrunde liegende Struktur öfter sehr gut zu erkennen“ war, habe ich nichts derartiges sehen können.

Schließlich müssen wir noch die Untersuchungen von Degen (1905) über pathologische Wabenbildung hervorheben. Derselbe fand (S. 220) in völlig intaktem Zytoplasma keine Spur einer

„Schaumstruktur“, konnte eine sölche aber leicht durch gelindes Pressen der Zellen, Auswaschen derselben mit reinem Wasser oder Behandlung mit Natronlauge (0,005%) hervorrufen.

Wir haben so alle, auch die kleinsten Zellsaftvakuolen, als ergastische Gebilde erkannt, welche unser Zytoplasma in der verschiedensten Weise deformieren können. Es fragt sich nun weiter, wie es sich mit den „Mikrosomen“ verhält oder mit der „Körnchenstruktur“ des Zytoplasmas, von welcher wir auf S. 408 dieses Kapitels schon redeten.

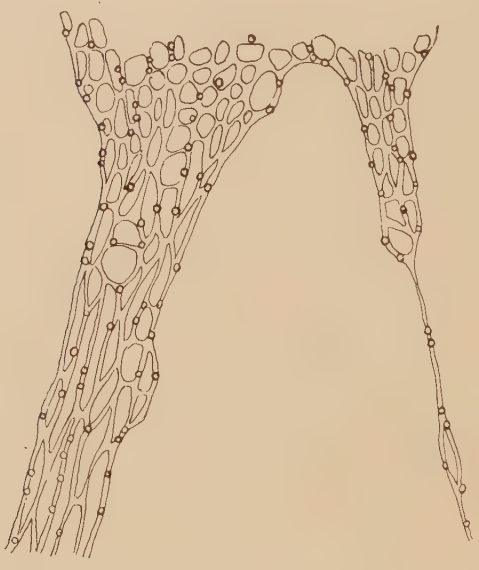


Fig. 137. „Urtica pillulifera. Vom Kern ausgehende Stränge. In dem massigeren, den Kern umschließenden Teil stockt die Bewegung, weshalb hier die wabige Struktur gut hervortritt. In den dünneren Strängen befindet sich das Plastinlamellensystem (unser homogenes Zytoplasma) in fließender Bewegung.“ Nach Fig. 76 von CRATO (1896, Taf. XV), 3300fach vergr.

Das Wort „Mikrosomen“, welches für die in Rede stehende Erscheinung häufigst gebraucht wird, ist von HANSTEIN gebildet worden. Er sagt 1880a, S. 21:

„Zunächst erweist sich die Substanz des Protoplasmas nicht so gleichmäßig als es die der einfachen Zellwand ist. Zwar ist seine Grundmasse klar und glashell und ähnelt einer formlosen Gallerte. Doch läßt schon diese mittels guter Vergrößerungen Ungleichheiten der Dichtigkeit durch Bildung von Schlieren, die sie in mancherlei Richtung durchziehen, erkennen. Dann aber finden sich durch die ganze Masse des Protoplasmas der Regel nach sehr zahlreiche und sehr kleine Körnchen verteilt. Sehr verschieden an Anzahl, bald dichter geschart, bald einzeln in die Grundsubstanz eingestreut, erscheinen sie auch unter sich noch von verschiedener Größe. Die kleinsten noch erkennbaren steigen hinab bis zur Grenze der Sichtbarkeit und noch kleiner, verschwinden wohl noch unter derselben.

Immerhin pflegt die Mehrzahl dieser Körnchen in demselben Zellenleib eine gewisse gleichmäßige Durchschnittsgröße einzuhalten und auch eine gleiche kugelähnliche Form zu haben. Bei der ungleichen Verteilung dieser Körnchen scheinen dann oft manche — später noch genauer zu besprechende — Anteile des Protoplasmas ganz frei von ihnen zu sein. Man hat daher in demselben gewisse Schichtungen als verschiedene Zusammensetzungsglieder annehmen zu müssen geglaubt, und z. B. eine oft körnerarme Außenlage als „Hautschicht“ von einer darauf nach innen zu folgenden „Körnerschicht“ unterscheiden wollen. Treffender ist wohl, die Körnchen an sich der gesamten bald mit ihnen begabten, bald ihrer ledigen Grundsubstanz gegenüberzusetzen. Die gleichmäßige Grundsubstanz (neuerdings nicht unpassend als „Hyaloplasma“ bezeichnet) ist eigentlich das Protoplasma im engeren Sinne des Wortes, wie später erhellen wird. Die Protoplasmakörnchen mögen für sich betrachtet als „Kleinkörperchen“ („Mikrosomata“) bezeichnet werden. Wir werden sehen, daß jedes körnerführende Protoplasma sich derselben entledigen und zu gleichmäßigem leerem (hyalinem) Protoplasma werden kann.“

Und ferner 1880 b, S. 9: „Alsdann ist die einheitliche, völlig klare, glasartig aussehende (hyaline) Grundmasse des gesamten Protoplasmakörpers (nach PFEFFER)

als „Hyaloplasma“ zu unterscheiden von den metaplasmatischen oder sonstigen (Chlorophyll-Farbstoffkörpern usw.) Einlagerungen, zumal von den offenbar integrierende Teile des Protoplasmas selbst ausmachenden, in demselben ruhenden oder schwimmenden, rundlichen, der Regel nach ziemlich gleichartigen Körperchen aus dichtester Substanz, für die der Verf. den Ausdruck „Kleinkörperchen“ („Mikrosomata“) anwenden wird.“

Wie wir schon S. 408 dieses Kapitels gesehen haben, ist die Anschauung der Forscher über die „Mikrosomen“ auch heute noch eine ähnliche und wenig geklärte.

Es sind körnige oder tröpfchenförmige Gebilde, stärker als das Zytoplasma lichtbrechende, von geringem, nicht in seiner Größe bestimmten Durchmesser, die meist zahlreich im Zytoplasma vorkommen.

Für uns können derartige kleine, im Zytoplasma liegende Gebilde entweder integrierende Bestandteile des Zytoplasmas sein oder alloplasmatische Gebilde oder Organe des Protoplasten oder ergastische Gebilde. Es wäre ja möglich, daß sich verschiedene Kategorien von Gebilden darunter finden, doch scheint es, als ob die „Körnchen“, welche die Aufmerksamkeit der Forscher erweckten, meist oder immer ergastischer Natur waren.

Das dürfen wir wohl zuerst aus den Verhältnissen erschließen, welche ich bei den Zellen der Bazillusarten nachgewiesen habe.

Fig. 138. Zelle von Bacillus Ellenbachensis mit Fetttropfen *f*, Volutinkörnern *v* und Zellsaftvakuolen *z*. 3500fach vergrößert.

Das Zytoplasma der Bazillusarten.

Wir finden dort (siehe Arthur Meyer, 1912) in den Zellen junger Keimstäbchen im Protoplasten nur einige Zellsaftvakuolen und die Kerne, welche in einem mikroskopisch und ultramikroskopisch (Arthur Meyer, 1912, S. 77) völlig homogenen Zytoplasma liegen. In älteren Zellen schwinden die Zellsaftvakuolen, und es treten dafür mehr und mehr „Körnchen“ auf, deren Größe zwischen etwas unter 0,2 μ und etwas über 1 μ schwankt. Allermeist haben sie die Größe der „Mikrosomen“. Sie können aus Fett oder Volutin, manchmal auch aus Glykogen bestehen, und ich konnte zeigen, daß sie als Reservestoffe dienen.

Wir können also danach entweder sagen, die „Mikrosomen“ der Bazillusarten bestehen aus ergastischen Gebilden oder wir können sagen, das Zytoplasma dieser Organismen besitzt keine „Mikrosomen“.

Ich gebe eine Abbildung (Fig. 138) einer Zelle von Bacillus Ellenbachensis mit den „Mikrosomen“ aus Volutin und Fett.

Ganz ähnliche Verhältnisse finden sich bei den Zellen der Diatomeen. Öl und Volutin liegt bei diesen oft in größerer Menge und in größeren Tropfen und Kugeln im Zellsaft, aber auch recht häufig in kleinsten „Körnern“ im Zytoplasma, manchmal neben eigentümlichen Doppelplatten von ungefähr 1 μ Durchmesser. Das Volutin kann dabei (wie bei den Bakterien) in Form einer Gallerte (anders als bei den Bakterien) oder als Sphärite oder als kristallinische Masse auftreten (Heinzerling 1908, S. 19). Die „Mikro-

somen“ sind also hier zähflüssig, flüssig oder fest. Heinzerling gibt z. B. Fett und Volutin im Zytoplasma an für folgende Spezies: Odontidium vulgare, Fragilaria virescens, Eunotia gracilis, Pinnularia biceps, mesolepta, Gyrosigma attenuatum, Cymbella gastroides, Cocconema stomatophora. Aus Volutin allein bestehen die Mikrosomen bei Eunotia pectinalis, Cocconeis placentula, Navicula radiosa, cuspidata, limosa, Pinnularia nobilis, Epithemia turgida, Nitzschia linearis.

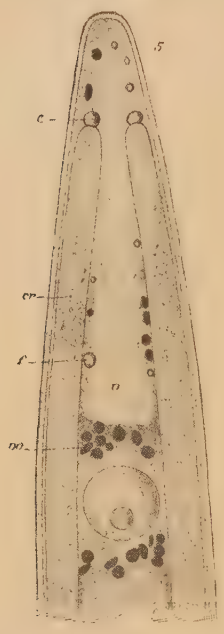


Fig. 139. Ein Stück eines Individuums von Pinnularia radiosa. *e* und *f* und andere gleichgezeichnete Gebilde sind im Zytoplasma liegende Öltropfen. *vo* sind durch Methylenblau und verdünnte Schwefelsäure stark gequollene Volutinkörner. *V* Zellsaftvakuole. 1900fach vergr. Nach Arthur Meyer (1904, Taf. V, Fig. 5).

Untersucht man Stellen des Zytoplasmas, welche frei von Fettropfen und Volutin sind, so erscheinen sie im lebenden Zustand bei mikroskopischer Betrachtung homogen und selbst nach Behandlung mit Osmiumsäure niemals körnig, nur nicht mehr ganz so gleichmäßig lichtbrechend wie im lebenden Zustand. Im Zytoplasma nehmen Fettropfen und Volutinkörner allermeist nur geringe Größe an. Bei Navikulaarten habe ich Größen von 0,4—1,2 μ, häufig solche von 0,7 μ gefunden. In Fig. 139 sind die Einschlüsse des Zytoplasmas von Pinnularia radiosa abgebildet. Nur die Fettropfen zeigen sich aber dort in natürlicher Größe, während die Volutinkörner durch die Färbung bedeutend gequollen sind. Die kleinsten sind mikroskopisch kaum nachweisbar (1904, S. 140), doch kommen auch 2 μ große Sphärite des Volutins vor.

Man könnte denken, daß die Homogenität des Zytoplasmas und das Vorkommen so kleiner ergastischer Einschlüsse bei den Bakterien und bei kleinen Diatomeen nur daher rühre, daß die Zellen dieser Organismen so klein sind. Man könnte meinen, daß alle Strukturelemente einer Zelle in ähnlicher Weise um so kleiner würden, je kleiner die Zelle würde, wie die Räder einer Taschenuhr kleiner sind als die einer Turmuhr. Aber die Diatomeenzellen sind ja schon teilweise Riesen gegenüber den Bakterienzellen. Letztere haben ungefähr eine Dicke von 2 μ, eine Länge von 7 μ, während die sehr große Pinnularia major die Dimensionen 25:200 μ besitzt.

Wir werden auch sogleich sehen, daß die „Mikrosomen“ der Haarzellen der Haare von Angiospermen auch ungefähr einen Durchmesser von 0,5 μ haben, also nicht viel kleiner sind, als der Durchschnitt der Tröpfchen und Körnchen, die wir bisher besprachen.

Ich habe das Zytoplasma und die Mikrosomen der Haare von Tradescantia virginica und Cucurbita pepo genauer untersucht und gebe in dem Folgenden die Resultate meiner Beobachtung wieder.

Das Zytoplasma von Tradescantia virginica.

Das Zytoplasma der Staubfadenhaare von Tradescantia virginica befindet sich bekanntermaßen dann, wenn die Blüten sich geöffnet haben, in einer lebhaften Zirkulation. Die in lebhaft strömender Bewegung begriffenen Zytoplasmafäden, welche die zentrale Vakuole durchziehen, sind in ausgezeichneter Weise geeignet zur Untersuchung der Struktur des Zytoplasmas. Untersucht man sie im Hellfeld mit den stärksten Okularen und Objektiven von Zeiß, so findet man, daß sie aus einer schwach lichtbrechenden, ganz homogenen Grundmasse bestehen, in welche sehr kleine Ante in mehr oder weniger großer Zahl eingelagert sind. Außerdem findet man in ihnen hier und da meist etwas langgestreckte, schwach lichtbrechende, fast homogene Leukoplasten, die man in den Staubfadenhaaren eben aufblühender Knospen leicht an ihrem Stärkegehalt erkennen kann (Fig. 140).

Im Dunkelfeld des Kardioidkondensors von Zeiß erscheinen die Zytoplasmastränge optisch leer, bis auf die nun stark leuchtend hervortretenden Tropfen, welche sie einschließen. Dagegen erscheint der Kern milchig trübe und körnig inhomogen. Die Einschlüsse des homogenen Zytoplasmas bestehen erstens aus kugelförmigen, stark lichtbrechenden Tropfen und dann aus halb so großen, mehr hell opak erscheinenden kugelförmigen Anten. Beide lassen sich leicht nebeneinander erkennen und voneinander unterscheiden. Legt man die Zellfäden in Wasser, fügt man etwas Sudanglyzerin (Sudan 0,01, Alkohol 5, Glyzerin 5) hinzu und bedeckt mit dem Deckglas, so färben sich die Tröpfchen zum großen Teil deutlich rot, wenn das Präparat etwa eine Stunde mit dem Reagens in Berührung bleibt. Die größeren Tröpfchen, die im Ultramikroskop schon ganz den Eindruck einer stark lichtbrechenden Flüssigkeit machen, sind danach sehr wahrscheinlich fettes Öl.

Fig. 140. Ein Zytoplasmastrang aus der Zelle der Haare der Staubblätter von Tradescantia virginica. Die zwei größten Gebilde, die im Zytoplasma liegen, sind Leukoplasten, die größeren Kugeln Fettropfen, die kleineren sind Allinante. Vergr. 2000. Apochromat 2 mm, Apert. 1,3; Komp.-Okular 12 (Zeiß).

Osmiumsäure fixiert die Zytoplasmastränge sofort, und es bleibt das Zytoplasma auch durchaus homogen. Im Ultramikroskop erscheint es ebenfalls homogen, hellt aber das Sehfeld jetzt etwas auf, so daß man hier und da die Kontur der Fäden erkennen kann.

Formaldehyd verwandelt die Fäden, indem sich an ihnen größere und kleinere Plasmakugeln bilden; eine glatte Fixierung erfolgt nicht.

Von einer Wabenstruktur des Zytoplasmas ist nicht die Spur zu sehen.

Die Zellen der Haare nicht ganz erwachsener Internodien von Cucurbita pepo.

In dem homogenen Wandbelag der Zellen sieht man stets Chloroplasten, bei hoher Einstellung schwach lichtbrechende, ungefähr 0,4 μ dicke, manchmal stäbchenförmige, dann bis 2 μ lange, manchmal fast kugelförmige oder unregelmäßig rundliche, farblose Ante in großer

Anzahl liegen, bei tieferer Einstellung sieht man zuletzt mehr oder weniger zahlreiche, stärker lichtbrechende, ungefähr 0,5 μ große Tröpfchen von Kugelgestalt, die sich meist lebhaft bewegen. Selten kommt es bei jüngeren Haaren vor, daß auch kleine Zellsaftante in dichter Lagerung und unregelmäßiger Größe im Zytoplasmawandbelag liegen. In sehr dicken, die zentrale Zellsaftvakuole durchziehenden Zytoplasmasträngen trifft man meist Chromatophoren, Allinante und Tröpfchen als Einschlüsse des homogenen Zytoplasmas. In sehr feinen Fäden treten meist nur die Tröpfchen deutlich hervor in dem dann ganz homogen erscheinenden Zytoplasma, doch sieht man bei reichlichem Vorhandensein der Allinante auch diese meist in gestreckter Form mit den Fäden wandern.

Im Ultramikroskop hellen sehr dicke Zytoplasmafäden diffus etwas auf, während das Zytoplasma in dünnen Strängen optisch leer erscheint. Bei sorgfältig eingerichteter Beleuchtung erkennt man meistens die dünnen Zytoplasmastränge im optischen Schnitt von zwei feinen, hell leuchtenden zarten Linien begrenzt, welche vielleicht durch eine dichtere Grenzschicht hervorgerufen sein könnten. Sehr interessant ist es ferner, daß wir auch hier in dem optisch leeren Zytoplasma zweierlei Einschlüsse erkennen, einmal gleichmäßig hell leuchtende Kügelchen und dann mehr oder weniger gestreckte, aber auch runde Gebilde, welche an sich fast optisch leer, aber bei richtiger Beleuchtung von einer äußerst zarten hellen Linie umgrenzt sind (Fig. 141), die Allinante.

Fig. 141. Stückchen eines Zytoplasmafadens der Haarzelle von Cucurbita pepo bei 2000facher Vergrößerung im Ultramikroskop. Man sieht die helleuchtende Hautschicht, die massiv leuchtenden „Tropfen", vermutlich Fettropfen, und die von zarter Lichtlinie umgebenen „Allinante".

Die Zytoplasmastränge lassen sich weder durch Formol, noch Platinchlorid (1 : 20), noch durch Kaliumbichromat (3 : 100) fixieren, sie werden nach Zusatz dieser Lösungen zum Präparat ähnlich kettig wie die Plasmodesmen (A. M. 1896a, S. 195). Osmiumsäure fixiert glatt, auch konzentrierte Pikrinsäure fixiert ziemlich gut.

Ein gutes Beispiel für homogenes Zytoplasma boten mir auch die Wände des Zytoplasmaschaumes der geschleuderten Cladophorazelle (Fig. 149). Sie erscheinen bei mikroskopischer und ultramikroskopischer Betrachtung völlig homogen.

Zuerst wollen wir das interessante Resultat dieser Untersuchung ein wenig in das Licht rücken, daß die mikroskopisch homogenen Zytoplasmastränge im Ultramikroskop optisch leer oder schwach homogen, diffus aufhellend sind. Diese Erscheinung könnte darin begründet sein, daß nur relativ stark lichtbrechende Teilchen als disperse Phasen in der Zytoplasmaflüssigkeit gelöst wären und alle eine geringere Größe als 5 μμ besäßen oder daß größere Teilchen vorhanden wären, die ein Lichtbrechungsvermögen besäßen, welches wenig von dem des Wassers verschieden wäre, oder daß beide Sorten von Teilchen in Mischung in dem Wasser des Zytoplasmas gelöst wären. Das letztere ist wahrscheinlich der Fall.

André Mayer und Schaeffer (1908, S. 683) sagen, daß das Zytoplasma zwischen den „granulations“ optisch homogen sei, wie eine Gallerte. Fauré-Fremiet schreibt (1909—10, S. 491) von dem Zytoplasma des Infusors Strobilidium gyrans: „Le cytoplasma normal ne paraît pas optiquement vide à l'ultra-microscope; en dehors des inclusions brillantes qu'il peut renfermer et des mitochondries qui aparaissent comme de petites taches claires, la substance fondamentale paraît légèrement lumineuse, à la manière d'une vague nébulosité; —.“ Und S. 492: „Le cytoplasma des Infusoires et de tous les Protozoaires est un gel de signe négatif.“ Auch Doflein (1916, S. 34) fand das „Rheoplasma“ der Foraminiferen, welches kaum ein größeres Lichtbrechungsvermögen besitzt als Seewasser, optisch völlig leer.

Die Untersuchungen von Aggazotti (1910) über die Blutkörperchen von Spelerpes fuscus und über Spermatozoiden gaben dasselbe Resultat.

Gaidukow's (1910, S. 60) dem widersprechende Angaben sind bedeutungslos, denn dieser Autor beobachtete sehr schlecht, was man schon bei Nachuntersuchung dessen, was wir, er (S. 35) und ich (1911a), über den Bau der Bakterien sagen, leicht erkennen kann. Botazzi (1911, S. 154) hat ganz recht, wenn er meint, Gaidukow habe „paraplasmatische Stoffe“ dabei zum Zytoplasma gerechnet.

Es geht dann ferner aus diesen Untersuchungen hervor, daß die in den Zytoplasmafäden nachweisbaren Ante alle ergastischer Natur sind. Danach haben wir das Recht, alle „Mikrosomen“ solange als kleine Massen ergastischer Substanzen zu betrachten, bis es nachgewiesen ist, daß sie zu einer anderen Art von Gebilden gehören. Dieses Recht müssen wir selbstverständlich auch für körnige oder tropfenförmige Einschlüsse in Anspruch nehmen, welche mikroskopisch nicht, wohl aber ultramikroskopisch sichtbar sind, wie z. B. die von mir aufgefundenen ultramikroskopisch gut erkennbaren kleinsten Einschlüsse des Zytoplasmas von Spirogyra (Fig. 146).

Und nun können wir auch den Satz als gesichert ansehen: Das Zytoplasma der Pflanzen und Tiere ist optisch homogen, es ist keine erkennbare Struktur dem Zytoplasma eigen.

Für diesen Satz sprechen übrigens auch schon ältere Beobachtungen, von denen ich noch einige anführen will.

Homogene Zytoplasmamassen sind z. B. die Pseudopodien von Gromia Dujardinii (Bütschli 1892, S. 169 und 182), der Süßwasserrhizopoden, der Amöben (Bütschli, S. 73), der Blutkörperchen der Amphibien (nach Schäfer). Auch Prowazek (1910, S. 10) sagt: „Neben dem alveolar strukturierten Protoplasma kommt sicherlich in manchen Ektoplasmapseudopodien der Amöben homogenes Protoplasma vor, ebenso wie es im Innern mancher Infusorien, deren zentrales Entoplasma sog. Zyklosenströmungen ausführt, flüssig kolloidal ist —.“

Ferner sind die Plasmodesmen von Volvox aureus (Arth. meyer 1896, S. 194) und die feinen Plasmastränge der Zellen der Bindesubstanz der Larven von Alytes anzuführen.

Übrigens sieht man bei Betrachtung ganzer lebender Protoplasten der Pflanzen überall da, wo man auf das Auswandern ergastischer Körnchen aus dem Zytoplasma achtet, homogene Partien, das reine Zytoplasma, und man findet Angaben über diese Tatsache auch vielfach in der Literatur. So bezeichnet z. B. Klebs (1881—82, S. 483) mit de Bary die Grundsubstanz der Plasmodien als homogen. Rhumbler (1902, S. 303) sagt von dem Zytoplasma von Chara foetida: „Die plasmatische Grundsubstanz erscheint stets, von den Einlagerungen abgesehen, durchaus hyalin.“ — Und S. 308: „Die Grundmasse sah, wie schon erwähnt, gelatinös bis gallertartig homogen aus, und ihr Lichtbrechungsvermögen war, wie bereits gesagt, an verschiedenen Stellen verschieden. Eine Elementarstruktur ließ sich überhaupt nicht erkennen, auch Wabenstruktur war nirgends sichtbar.“

In Kapitel II haben wir gezeigt, daß das Zytoplasma eine Flüssigkeit ist, in Kapitel III, daß es eine wässerige Lösung ist, und zuletzt sahen wir, daß diese Lösung optisch homogen ist. Wir können nun schließlich noch zeigen, daß das Zytoplasma einige Eigenschaften einer kolloiden Lösung besitzt.

Die wässerige Lösung „Zytoplasma“ mischt sich in ähnlicher Weise nicht ohne weiteres mit Wasser, wie z. B. disperse zähflüssige Soltröpfchen (Phase Z) (1913, S. 5) der Amylose. Wenn diese bei gewöhnlicher Temperatur in Wasser liegen, so nehmen sie nur eine bestimmte Menge davon auf, steigert man die Temperatur, so wird die Masse unter Wasseraufnahme leichtflüssiger, läßt sich aber auch dann kaum in Wasser durch Schütteln verteilen.

Das Zytoplasma diffundiert nicht durch Zellmembranen, welche verhältnismäßig großmolekulare Lösungen und selbst manche Hydrosole durch sich hindurchlassen. So lassen sich z. B. nach Puriewitsch (1896, S. 211) in den Entleerungsprodukten des Mais-, Weizen-, Phönix-Endosperms Eiweißstoffe auffinden. Es wird auch durch mehr als 20 Atmosphären hohen Turgordruck nicht durch die Membran gepreßt (Pfeffer 1897, S. 121: der Turgordruck kann über 21 Atmosphären erreichen).

Ferner scheint die innere Reibung des Zytoplasmas im Verhältnis zur Konzentration dieser wässerigen Lösung groß zu sein. Freilich wissen wir über die Größe der Konzentration eben so wenig Sicheres wie über die Größe der inneren Reibung.

Zuletzt ist darauf hinzuweisen, daß das Zytoplasma eine Hitzekoagulation zeigt, welche derjenigen mancher Eiweißkörper ähnelt.

Wenn nun das normale Zytoplasma gewissen kolloiden Lösungen ähnelt, so darf, wie schon bemerkt, es sicher nicht den Gallerten und Schäumen nahegestellt werden, da ja beide keine flüssigen Gebilde sind.

Es mag zuletzt noch darauf hingewiesen werden, daß der Protoplast schon sehr früh als dickflüssig, zähflüssig, gallertartig usw. und als Kolloid bezeichnet worden ist. So z. B. sagen schon Göppert und Cohn (1849, S. 717): „Die Nitellazelle besteht — — — aus der in mittelbarer Rotation begriffenen, dickflüssigen, gallertartigen Protoplasmaschicht —.“ Und Hofmeister schreibt (1865, S. 8):

„Das Protoplasma in hervorragender Weise die Eigenschaften einer Kolloidsubstanz zeigend, besitzt in hohem Grade auch die Eigenschaft, auf geringfügige Einwirkungen hin seine Fähigkeit zur Aufnahme und zum Zurückhalten des Wassers zu ändern.“ Da Graham's bedeutungsvolle Arbeit 1862 erschienen war, hatte der Begriff Kolloidsubstanz für Hofmeister wohl schon einen den damaligen Kenntnissen entsprechenden wissenschaftlichen Inhalt. Weitere Literatur über den Gegenstand findet man bei Bütschli (1892, S. 140).

Die Kolloidnatur des Zytoplasmas ist wahrscheinlich in erster Linie durch das Vorhandensein von im Zytoplasma gelöstem ergastischen Organeiweiß bedingt. Eiereiweiß ist z. B. ein ultramikroskopisch leeres Hydrosol (André Mayer 1907). Die kolloiden Eiweißlösungen sind meiner Meinung nach emulsoide Lösungen der Formel Z + Fl, zähflüssige, vielleicht nicht viel über 0,1 μ große Tröpfchen einer Lösung der Eiweißmoleküle in wenig Wasser, die mit Wasser nicht mischbar ist, sind die disperse Phase des Hydrosols. Die zahlreichen Arten von Molekülen, welche im Zytoplasma vorkommen, können die Kolloideigenschaften des Zytoplasmas nicht bedingen, fraglich bleibt es, ob die Vitüle etwas damit zu tun haben.

Wenn wir das Resultat unserer Untersuchung mit früher bewiesenem zusammenfassen, so dürfen wir jetzt sagen, daß das Zytoplasma eine farblose, optisch homogene, kolloide wässerige Lösung ist, welche ultramikroskopisch leer oder kaum merklich diffus aufhellend ist.

Damit sind nun auch alle Hypothesen, welche eine feste Konsistenz und einen festgefügten Bau des Zytoplasmas annehmen, widerlegt. Von Autoren, welche solche Anschauungen vertraten, mögen hier erwähnt sein: Heitzmann 1878, E. Klein 1878, Flemming 1882, Leydig 1885, Schmitz 1880 (diese Literatur bei O. Hertwig 1912, S. 181 nachzusehen), ferner Fick, Bernstein, Pflüger, Nägeli.

3. Das Zytoplasma eine physiologisch homogene Flüssigkeit.

Wenn das Zytoplasma eine wässerige Lösung ist, so sind die Teilchen der dispersen Phase des Zytoplasmas gegeneinander leicht verschiebbar, gleichsam beliebig miteinander mischbar.

Dieses Mischen könnte durch etwas größere Zähflüssigkeit und auch durch lokal veränderte Zähflüssigkeit der Lösung erschwert, aber niemals aufgehoben werden. Daß einzelne Stellen des Zytoplasmas einer Zelle dichter, andere weniger dicht werden können, wissen wir. Man kann manchmal in den feinen Fäden des in Zirkulation befindlichen Zytoplasmas Schlieren sehen. Rhumbler (1902, S. 301) beschreibt die Erscheinung für die Zelle von Chara in folgender Weise: „Das strömende Protoplasma selbst zeigt an verschiedenen Stellen sehr verschiedenes Lichtbrechungsvermögen, es scheint hiernach an verschiedenen Orten eine verschiedene Konsistenz bezüglich Zähigkeit zu besitzen; die Konturen zwischen den verschieden zähen Plasma-

teilen sind aber sehr übergänglich, wenig scharf; ebenso setzt sich die passive zentrale Innenpartie, der Zellsaft, von dem strömenden Randplasma nicht scharf ab."

Da das Zytoplasma eine Flüssigkeit ist, so ist es auch verständlich, daß die kleinsten ergastischen Gebilde leicht in allen Richtungen im Zytoplasma verschoben werden können. Rhumbler (1902, S. 306) sagt: „Mit dem Nachweis, daß die verschiedenen leblosen Einlagerungen des Protoplasmas, wie Flüssigkeitsteilchen verschoben werden können, wird es schon sehr wahrscheinlich, daß dasselbe von den lebenden Plasmateilchen selbst gilt, denn die so hochgradige Verschiebbarkeit der Einlagerungen in den kleinsten Dimensionen (von der Größenordnung 1—10 μ) ist nur dann denkbar, wenn auch die Grundsubstanz in hohem Grade verschiebbar ist."

Wenn diese Verschiebbarkeit der ergastischen Teilchen der der Teilchen einer Flüssigkeit gleich ist, so muß auch die Struktur des Zytoplasmas, von welcher die physiologischen Leistungen desselben abhängen, in jedem gegeneinander verschiebbaren Teilchen wesentlich gleich sein. Es muß jedes kleinste Stückchen des Zytoplasmas wesentlich unter ganz gleichen Umständen dasselbe leisten können, denn in der bewegten und beweglichen Flüssigkeit selbst kann keine stabilere Struktur entstehen.

Daß eine solche die Leistungen des Zytoplasmas bedingende, irgendwie stabile, an verschiedenen Stellen des Zytoplasmas physiologisch verschiedene amikroskopische Struktur in der Tat nicht besteht, geht aus einigen Tatsachen hervor, die wir hier erörtern wollen.

Zuerst spricht sehr für diese Anschauung, daß man das Zytoplasma einer Zelle, welche in ihrem Zytoplasma keine besonderen alloplasmatischen Differenzierungen zeigt, ohne weiteres an allen Stellen des Zytoplasmas durchlöchern kann, ohne daß die Zelle Schaden nimmt.

Wie de Bary, Cienkowski, Pfeffer (1890a) gezeigt haben, werden zuerst von dem Plasmodium der Myxomyzeten völlig indifferente feste und flüssige Körper direkt in das Zytoplasma aufgenommen. Pfeffer sagt S. 151: „Allgemein kommt es doch darauf hinaus, daß der feste Körper durch das Hyaloplasma in das Körnerplasma gelangt. Dabei ist jede Stelle des Plasmodiums zur Aufnahme befähigt. Im Plasmodium verharren die Fremdkörper entweder im Protoplasma oder werden wohl auch in eine Vakuole übergeführt".

Auch für den Austritt der Körper wird keine Stelle bevorzugt. Über den Austritt sagt Pfeffer (S. 159):

„Die unmittelbare Beobachtung lehrt, daß die festen Körper entweder in umgekehrter Richtung wie bei der Aufnahme, durch die Hautschicht dringen, welche sogleich hinter ihnen wieder zusammenschließt, oder daß sie mitsamt einer Vakuole ausgestoßen werden. In diesem Falle wird in der an die Peripherie gedrängten Vakuole die trennende Hautschicht dünner und dünner, bis endlich ein Einreißen in analoger Weise eine Entleerung des gesamten Inhalts nach außen erzielt, wie bei anderen Pflanzen eine Überführung in den Zellsaft, durch Verschmelzen von Vakuolen mit diesem erreicht wird."

Es ist also jede Stelle des Zytoplasmas, auch die Vakuolenumgebung für den Durchtritt von festen Körpern geeignet. Dabei reicht eine schwache mechanische Pressung aus, um feste und in gleicher Weise auch unlösliche „flüssige Stoffe ins Innere des Plasmodiums zu befördern“ (S. 151). Dasselbe gilt auch für Vakuolen. Pfeffer schreibt S. 160:

„Und wie auch bei Vakuolen mechanische Druckwirkungen zum Ziele führen, tritt z. B. dann klar hervor, wenn durch die Stromkraft Vakuolen deformiert und gezerrt werden und dabei gelegentlich ein fester Fremdkörper plötzlich in das Protoplasma oder auch umgekehrt in die Vakuole befördert wird.“

Wie Pfeffer sagt, „gestattet das lebendige Protoplasma umhüllter Zellen vermöge der zähflüssigen Beschaffenheit, ebenso wie das der Plasmodien Aufnahme und Ausgabe fester Partikel.“ Pfeffer sucht dieses zuerst dadurch zu beweisen, daß er in Zellsaftvakuolen Niederschläge erzeugt, und daß er das spätere Vorkommen der Niederschläge im Zytoplasma als einen Beweis dafür betrachtet, daß die Niederschläge aus der Vakuole mechanisch in das Zytoplasma eingedrungen seien (S. 163). Dieser Beweis ist jedoch wenig zwingend, da die Niederschläge auch direkt durch Zusammenkommen kleinster Gerbsäure usw. enthaltender Vakuolen mit dem Reagens entstanden sein könnten.

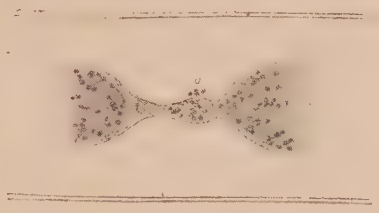


Fig. 142. Stück einer Epidermiszelle des Keimstengels von Vicia faba. Nach Behandlung mit Wasserstoffsuperoxyd allmählich durch 8proz. Salpeterlösung kontrahiert, enthält das noch strömende Protoplasma farbige Körnchen in sich, während einige nach außen ausgestoßen wurden. 800fach vergr. Nach Fig. 3, Taf. I von Pfeffer (1890a).

Interessant sind Pfeffer's Angaben über das Verhalten solcher Niederschlagskörnchen bei der Plasmolyse der Zelle. Er sah, daß solche Körnchen bei der Plasmolyse durch das strömende Zytoplasma nach außen transportiert wurden (Fig. 142).

Pfeffer sagt (1890a, S. 165):

„Unter solchen Verhältnissen wurde auch direkt beobachtet, daß aus sich verkleinernden Vakuolen einzelne braunrote Körnchen in das Plasma übertraten. Wenn unter diesen Umständen auch die mit der Plasmolyse resp. der Volumenabnahme usw. verknüpften Konstellationen für solche Übergänge begünstigend waren, so wird doch mit der Tatsache immerhin die Befähigung des Protoplasmas zum Austausch fester Partikel demonstriert. Außerdem aber wurde auch Austausch zwischen Zellsaft und Protoplasma, wie noch mitzuteilen ist, unter normalen Verhältnissen direkt beobachtet und unter solchen treten ebenfalls die schon erwähnten Körnchen über, welche in dem Protoplasma der nicht plasmolytischen Zellen beobachtet wurden.“

Ebenso gelang es Pfeffer, Karminkörnchen „durch die relativ ruhende Hautschicht ins Innere des Protoplasmas von Vaucheria pressen zu lassen“ (S. 168 und 169).

Über den normalen Austausch ungelöster Körper in der lebenden Zelle schreibt Pfeffer (S. 170) folgendes:

„Aufnahme und Ausgabe fester Partikel ist auch in normal lebenstätigen Zellen direkt zu beobachten. Sehr geeignet sind zu diesem Zwecke die Wurzelhaare von Trianea bogotensis mit ihrem relativ mächtigen und schnell strömenden Protoplasma, in denen ich schon früher (Pfeffer, Unters. a. d. bot. Inst. in

Tübingen, Bd. II, S. 277, Anm.) und in erneuten Versuchen den Vorgang dieses Austausches für Körnchen von gerbsaurem Methylenblau und für mittelgroße Kriställchen von Kalziumoxalat verfolgte. Im ganzen sind die gefärbten und leicht wieder zu erkennenden Körnchen und Körnchenaggregate von gerbsaurem Methylenblau zu den Beobachtungen geeigneter, doch kann oft lange Zeit verstreichen, ehe sich einmal ein Austausch in unzweifelhafter Weise unter den Augen des Beobachters abspielt.

Die genannten Körper haften vielfach dem Protoplasma an und werden in bekannter Weise mit der strömenden Vakuolenwand am Wandbelag wie an Bändern mitgeschleppt, um dann und wann auch wieder in den Zellsaft zu fallen. Gelegentlich dringt dann einmal ein Farbkörper oder ein Kristall während fortdauernder Bewegung durch die Vakuolenwand, und das faktische Eindringen wird besonders deutlich vorgeführt, wenn der Körper bei relativ mächtiger Plasmaschicht tiefer in diese getragen und so von der Vakuolenwand entfernt wird. Bewegungen, Form- und Lagenänderungen gestatten kaum, das allmähliche oder auch plötzliche Eindringen detailliert zu verfolgen, welches offenbar durch mechanische Druckwirkungen erzielt wird, die aus geeigneter Konstellation von Bewegung und Widerständen resultieren.“ — „Auch sah ich einige Male in kleinen Vakuolen liegende blaue Körner, während der mit der Strömung erzielten Formänderung der Vakuolen, also ähnlich wie unter gleichen Umständen in Plasmodien, in das Protoplasma gelangen. Aber auch Ausstoßen der blauen Körner sowie von Oxalatkristallen in den Zellsaft habe ich wiederholt beobachtet.“

R. H. Schmidt machte Beobachtungen über das Eindringen von Tropfen von Ölsäure in das Zytoplasma. Er (1891, S. 321 u. f.) brachte z. B. in das unterste Internodium von 30—40 cm hohen Keimlingen der Erbse einen 1 cm langen Einschnitt durch die Mitte des Internodiums an und schob einen mit Ölsäure getränkten Streifen Filtrierpapier ein. Die Ölsäure dringt in Gefäßen und Interzellularen aufwärts, von diesen aus in die lebenden Zellen ein. Der Autor sagt:

„In den Zellen findet sich das Fett am meisten im Plasma eingelagert, in geringerer Menge zwischen Plasma und Zellwand, sowie auch zuweilen in der Zellflüssigkeit. Der Beweis dafür, daß die Hauptmasse des Fettes tatsächlich dem Plasma eingelagert ist, ist leicht zu erbringen. Ruft man in den Zellen durch Salpeterlösung Plasmolyse hervor, so sieht man deutlich, wie die Öltropfen von dem sich zusammenziehenden Plasmakörper mit fortgenommen werden und in das Innere der Zelle wandern.“ Schmidt hat auch noch mit Neutralfetten und Paraffinöl Versuche angestellt und zieht daraus folgenden Schluß (S. 330): „Über die Aufnahme der Fette in die Zelle entscheidet die Zellhaut. Die Plasmahaut ist für Fette leicht permeabel und zwar sowohl für freie Fettsäuren als auch für Neutralfette, welche letztere von den Zellen nicht aufgenommen wurden.“

Auch Czapek (1902, S. 48) konnte nach Schmidt's Methode mit Chlorophyllfarbstoff tingierte Fetttropfen in das Zytoplasma behäuteter Zellen befördern. Er sagt:

„Es gelingt unter Beobachtung gehöriger Maßregeln ganz gut, sehr kleine, mit Chlorophyllfarbstoff künstlich tingierte Öltröpfchen in das Zytoplasma der Stengelrindenzellen etiolierter Keimlinge durch aktive Aufnahme des Fettes seitens der Pflanze hineinzubringen.“

Noch mehr als die Tatsache, daß man an allen Stellen des Zytoplasmas feste und flüssige Partikel ohne Störung der Leistung der Zelle in das Zytoplasma einschieben kann, sprechen die Resultate der Zentrifugalversuche für die vollständige physiologische Homogenität des Zytoplasmas.

Andrew's hat 1903 gefunden, daß man gekeimte Samen von Kürbis, Erbse und Sonnenrose 3 Stunden einer Zentrifugalkraft von 4400 g unterworfen werden können, ohne daß sie zu wachsen aufhören oder nachträglich absterben. Die nach dem Zentrifugieren

und darauf folgendem Einpflanzen weiter wachsenden Pflanzen blieben anfangs im Wachstum etwas zurück, holten aber dann die aus normalen Samen entstandenen Pflanzen im Wachstum ein. Er fand dabei (siehe Fig. 143), daß in den Zellen der 12 Stunden gekeimten Kürbissamen die Proteïnkörner am „zentrifugalen", das Fett am „zentripetalen" Ende der Zellen angehäuft war (S. 4).

Deutlicher noch trat die Trennung bei Samen ein, welche einige Tage gewachsen waren (S. 5). Bei dem Erbsensamen fand er folgendes (S. 10):

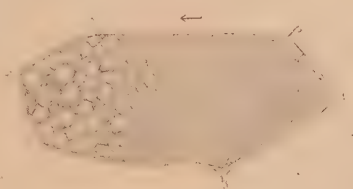


Fig. 143. Zelle aus dem Kotyledo von Cucurbita pepo. Fig. nach ANDREWS (1903, Taf. I, Fig. 2). 467fach vergr.

„In diesem Samen (Pisum sativum) sowohl wie in demjenigen von Phaseolus multiflorus und Vicia sativa sind die Stärke und die Proteïnkörner vor dem Zentrifugieren gleichmäßig in der Zelle verteilt. (Man siehe Fig. 6 dieser Arbeit, MEYER). Nach dem Zentrifugieren waren jedoch die Stärkekörner, vorausgesetzt, daß der Inhalt nicht zu dicht war, durch die Proteïnsubstanz hindurch nach dem zentrifugalen Ende der Zelle geschleudert (Fig. 4 der Tafel). Wegen ihrer Form war eine vollkommen dichte Zusammenhäufung nicht möglich, denn hier und da blieben Zwischenräume zwischen den Körnern, welche die ganze Masse als ein ziemlich lockeres Gefüge erscheinen ließen (Fig. 4, Taf. I). Auch die Proteïnkörner wurden, sofern es die Dichte des Inhalts gestattete, nach dem zentrifugalen Ende der Zelle geschleudert. Man konnte sie dann dicht angehäuft in den oben erwähnten Interstitien zwischen den Stärkekörnern sehen. Gerade über den Stärkekörnern waren sie ebenfalls in eine sehr kompakte Masse zusammengedrängt, die jedoch nach dem zentrifugalen Zellende lockerer wurde."

Interessant für uns ist dann noch folgende Angabe des Autors (S. 15):

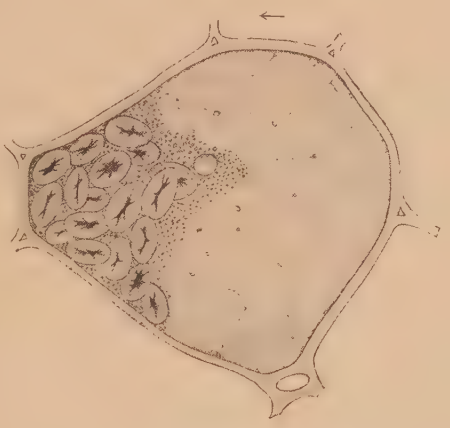


Fig. 144. „Die Figur zeigt eine Zelle aus dem Kotyledo von Phaseolus multiflorus, die nach zehntägigem Wachstum der Keimpflanze zentrifugiert wurde. Die oft beobachtete netzartige Struktur des Plasmas ist hier besonders gut zu sehen." Nach ANDREWS 1903, Taf. I, Fig. 8.

„Bei Phaseolus multiflorus war die schon oben erwähnte Schaumstruktur des Protoplasmas außerordentlich deutlich, besonders wenn die Samen eine Zeit lang gewachsen waren (Fig. 8, Taf. I, unsere Fig. 144). Es sah aus, als ob die Zellen in ihrem zentripetalen Ende von einer Masse großer polygonaler, sehr dünnwandiger und durchsichtiger Waben angefüllt wären, zwischen denen hier und da in den Winkeln kleine Interzellularen vorhanden waren. In diesen lag bisweilen ein Proteïnkörnchen, welches an solchen Punkten fester als sonst gehalten, von der Zentrifugalkraft nicht fortgeschleudert war. Hierzu bildete die dichte Anhäufung dunkeln Inhalts beim zentrifugalen Ende einen auffälligen Kontrast. Diese Anordnung des Plasmas ist jedenfalls in den normalen Samen schon durch die Verteilung der Stärkekörner gegeben; neugebildet konnte sie kaum werden, da sie sofort nach dem Zentrifugieren deutlich erkennbar war. Es ist mithin im höchsten Grade überraschend, zu sehen, daß eine solche Quantität Zellinhalt und besonders das Proteïn und die großen Stärkekörner durch jene zarten Lamellenwände geschleudert werden konnten, ohne daß die ganze Struktur total und dauernd zerstört wurde. Das entspricht durchaus den Erfahrungen MOTTIER's an Cladophora, deren zartes Lamellengerüst ebenfalls durch die hohe Zentrifugalkraft nicht zerstört wurde (MOTTIER 1899)."

Ich habe selbst ein paar Versuche mit Pisum angestellt, um zu sehen, ob die Keimlinge dieser Pflanze auch noch einer stärkeren Zentrifugalkraft widerstehen.

Am 29. 8. 13 wurden 7 Erbsen, welche 48 Stunden, bis zum Heraustreten des Würzelchens aus der Samenschale, in Wasser gelegen hatten, in ein Glasrohr gebracht und in Gipsbrei eingeschlossen. Die Röhren mit den eingegipsten Erbsen wurden auf einer Scheibe so fixiert, daß die Erbsen ungefähr 15 cm von dem Drehungspunkt der Scheibe entfernt waren, welche in der Minute 6000 Umdrehungen machte (g = 6615 ungefähr).

g wird bekanntermaßen nach folgender Formel berechnet:

$$\frac{4{,}024\,r}{t^2} = \text{Anzahl der g.}$$

r = Radius in Zentimetern.
t = Zeit einer Umdrehung der Trommel in Sekunden.

Nach ungefähr 15 Minuten dauerndem Schleudern wurden die Erbsen aus dem Gips herausgelöst und eingepflanzt. Alle 7 Samen wuchsen zu normalen Pflanzen heran.

Ein analoger Versuch wurde mit 9 Erbsen am 13. 9. 13 angestellt.

Quellungszeit der Erbsen 36 Stunden.
Entfernung der Erbsen vom Mittelpunkt der Scheibe 15 cm.
8320 Umdrehungen in der Minute.
45 Minuten Dauer der Umdrehung.
g = 11539.

Von den 9 Samen hatten sich 5 zu normalen Pflanzen entwickelt, eine hatte sich nur schwach entwickelt. Er war beim Herausnehmen aus dem Gips verletzt worden und hatte nur noch ein Keimblatt. 3 waren am 10. Oktober verschwunden.

Der Versuch zeigt also sicher, daß die Zellen durch die großen Zentrifugalkräfte nicht getötet zu werden brauchen. Es ist wahrscheinlich, daß die 3 Erbsen aus anderen Gründen zugrunde gegangen waren.

Interessant für uns sind auch die Erfahrungen, welche Mottier 1899 bei seinen, wie die vorigen Zentrifugalversuche, durch Pfeffer veranlaßten Zentrifugalversuchen mit Algenzellen machte. Er schleuderte Cladophorazellen mit einer Zentrifugalkraft von 1700 bis 1800 g und fand folgendes (S. 328):

„In cells of Cladophora, with the proportional dimensions of Figs. 1 and 2, immediate observation after centrifugal action showed that almost the entire contents were crowded into a dense mass at the end of the cell. Apart from an occasional chloroplast and sometimes a nucleus, nothing of the living substance or its inclusions remains undisturbed except the ectoplasm or hautschicht and the plasmic lamellae which penetrate the cavity of the cell and divide it into a number of irregular polygonal chambers varying much in size (Figs. 1 and 2). Seen with the low power of the mikroscope, each cell appears perfectly colourless with a dense dark-green mass at one end. In all probability the lamellae always remain stationary or nearly so, and the chloroplasts and nuclei fall through them, just as a small glass bead may be made to fall through a column of soap-foam. — Immediately the preparation is taken srom the centrifugal machine, the displaced contents begin to redistribute themfelves, but, in Cladophora especially, very slowly, requiring often three weeks for a

complete redistribution. During the first twenty-four hours the redistribution takes place more rapidly, after which it becomes slower and more uniform. The time of redistribution will vary with the size of the cell being less in small narrow cells."

Mottier nahm also an, daß die Chloroplasten usw. wie Glasperlen durch Seifenschaum durch das durch Vakuolen schaumige Zytoplasma hindurchfielen, also die Lamellen auch quer durchschlügen.

Ferner wurden von Mottier Spirogyrazellen mit zwei Spiralbändern $^3/_4$ Stunden einer Zentrifugalkraft von 1820 g ausgesetzt und zeigten ihm dann folgendes:

„All the movable contents were heaped up in the end of the cell. As soon as observation is possible after the cessation of centrifugal action (it required about five minutes to stop the machinery and remove the preparations), an active streaming movement toward the opposite end of the cell is seen in very finely granular cytoplasmic strands extending along the hautschicht. These strands generally anastomose. Not infrequently, and in very large cells especially, a cytoplasmic band is formed which encircles the cell in an exactly transverse direction. Movement within such a band follows the direction of the same. With the gradual redistribution of the cell-contents these bands, when present, progress uniformly in front of the chloroplasts. About twenty or twenty-four hours after centrifugal action, a thicker layer of fine granular cytoplasm is distributed over the entire surface of the hautschicht (Fig. 5) i. e., the primordial utricle is now thicker. It is also to be seen (Fig. 5) that the chlorophyll-bands, together with the nucleus suspended by cytoplasmic strands which extend apparently from the pyrenoids, have begun to creep back to resume their position in the cell. It often happens, however, that the bands do not stretch out evenly, contiguous edges often adhering so as to give the bands a tangled appearance. This is generally true when a larger number of bands with steep turns are present in the cell. In such cases a longer time is necessary for an even and complete redistribution. Whenever only two or three bands are present, distribution is quite uniform and regular (Fig. 6). In cells such as represented in Figs. 5 and 6, a complete redistribution may take place in seven or eight days, perhaps sooner, but often fifteen to eighteen, and even more, are necessary."

Beide Objekte scheinen, nach den Beobachtungen von Mottier zu schließen, für uns von Interesse zu sein, und ich habe deshalb eine genauere Untersuchung der Verhältnisse vorgenommen, deren Resultat in den folgenden kleinen Monographien gegeben wird. Die Untersuchung über die Rückwanderung des Protoplasten von Spirogyra hat Herr E. W. Schmidt (1913) in meinem Laboratorium ausgeführt.

Spirogyra.

Die eine der zur Untersuchung benutzten Spirogyraspezies darf wohl als Spirogyra polytaeniata (Strasb.) bezeichnet werden, obgleich sie relativ dünn war.

Sie besaß folgende charakteristische Eigenschaften:

Kopulation: leiterförmig.

Zygospore: Durchmesser ca. 140—170 μ, Membran glatt und braun.

Vegetative Zelle.

Durchmesser: 140—150 μ (nicht dicker!).

Querwände: nicht eingeschnürt an den Querwänden; Querwand nicht gefaltet.

Chromatophoren: mehrere (meist 12).

Mittelst Tusche ließ sich keine besonders hervortretende Schleimschicht nachweisen.

Die Untersuchung wurde im November an Material vorgenommen, welches schon einige Zeit am Nordfenster in einem großen Gefäß kultiviert worden war.

Untersucht man zuerst den Wandbelag der in Wasser liegenden Zellen im Hellfeld des Mikroskopes, so sieht man in den meisten Zellen kaum eine Stelle der zwischen den Chromatophoren liegenden Plasmapartien völlig homogen.

Oft erscheint der Wandbelag wenig bewegt, manchmal aber ist er in starker Bewegung. Meist sieht man sich bewegende und sich in dem Wandbelag verschiebende Vakuolen (vgl. Fig. 145), mit rundlichem Vorderende und meist von gestreckter Gestalt. Ihre Ränder erscheinen wechselnd dick und stärker lichtbrechend als das Zytoplasma, in welchem sie sich bewegen. Oft erscheint der Wandbelag durch zahlreiche Vakuolenränder gestreift. Die Vakuolenränder scheinen oft zu verschwinden oder zu zerfallen, als ob sich der Inhalt der Vakuolen in den Wandbelag ergösse. Hie und da ziehen sich ferner feinste strömende Zytoplasmafädchen zwischen den Chloroplasten aus (*f*).

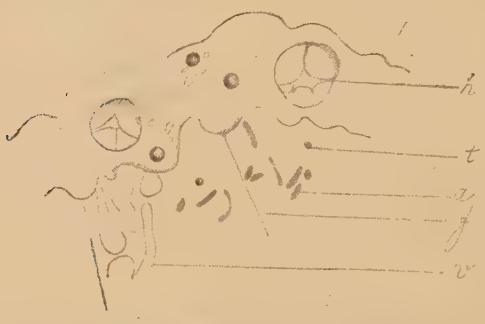


Fig. 145. Stück eines Chlorophyllbandes mit Stärkeherd (*h*), den unregelmäßig körnigen Einschlüssen und den großen Tropfen. Darunter der zwischen den Chromatophoren freie Wandbelag mit bewegten Vakuolen (*v*), Allinanten (*a*), Tröpfchen (*t*), Zytoplasmafädchen (*f*). Hellfeld des Mikroskopes. Vergr. 1000.

Die Allinante kann man sich bei aufmerksamer Beobachtung krümmen sehen. Wenn man sie so hoch einstellt, daß man die Stärkeherde gerade anfängt an der oberen Kante scharf zu sehen, dann erscheinen sie heller, als das Zytoplasma; sie liegen also im Zytoplasma und sind etwas stärker lichtbrechend als dieses. Sie bewegen sich oft lebhaft, oft aber auch liegen sie ruhig. Wenn es auch anfangs den Eindruck macht, als seien sie eigenbeweglich, so erkennt man doch bei genauem Zusehen, daß ihre Bewegung nur eine passive ist. Sie werden durch Vakuolenränder gebogen und verschoben oder von feinsten Plasmafädchen oder Strömchen erfaßt und fortgeführt.

Die Allinante werden durch Jodwasser, dem man etwas Eosin zugesetzt hat, fixiert und rot gefärbt. Sie färben sich bei mehrstündiger Einwirkung des Gemisches ähnlich rot wie die Pyrenoide und der Nukleolus. Dabei kontrahieren sie sich manchmal zu rundlichen Klümpchen. Es sind die Allinante anscheinend identisch mit den Karyoiden Palla's (1894). Palla fand die Gebilde bei einer Reihe von Spirogyraarten, bei Mougeotia-, Zygnema- und Closteriumarten.

Da Palla in einigen Fällen zwei Karyoide dicht beieinander fand, deren jedes bloß die Hälfte der gewöhnlichen Größe besaß, so möchte er glauben, daß sie sich durch Zweiteilung vermehren. Davon habe ich nichts gesehen.

Ferner sieht man meist kleinere Tröpfchen (*t*) im Zytoplasmabelag, die sich auch in den Strömungen mit bewegen können und relativ stark lichtbrechend sind.

Solche Tröpfchen bewegen sich merkwürdigerweise anscheinend auch zwischen dem Plasmabelag der Wand und der Zellwand. Die Bewegung ist eine typische Molekularbewegung, so daß man also annehmen müßte, daß zwischen Zellwand und Zytoplasmabelag eine leicht bewegliche Flüssigkeit liegt.

Die Chromatophoren enthalten oft zahlreiche unregelmäßig konturierte, völlig ruhig liegende Körner, hier und da etwas größere stark lichtbrechende Tropfen.

Der Kern ist stets in der Mitte der Zelle an Plasmafäden aufgehängt, die an den Stärkeherden endigen. Sie erscheinen wesentlich homogen, nur lokal durch gedehnte Vakuolen streifig, manchmal auch lokal durch sie etwas aufgetrieben. Auch Tröpfchen liegen manchmal in ihnen, und Allinante treten in etwas größerer Zahl in ihnen auf. An den Fäden scheinen auch öfter Tröpfchen zu adhärieren, die sich in verschiedenster Anzahl in der Zentralvakuole finden können.

Die Kerntasche scheint auffallend viele Allinante zu führen und meist erscheint sie etwas vakuolig. Man sieht auch manchmal vakuolige Protuberanzen schnell keulenförmig aus ihr hervorschießen. Solche vakuolige Zytoplasmamassen geraten auch manchmal in die Zytoplasmafäden und treiben sie stärker auf. Meist bemerkt man an den Fäden mehr oder weniger starke Plasmabewegung.

Der Inhalt der Vakuolen, welche man selten als kreisförmige Gebilde in dem Zytoplasmabelag sieht, meist als gestreckte in Bewegung begriffene schwächer lichtbrechende Partien erkennt, scheint sich bei Zusatz von sehr verdünntem Eisenchlorid sofort abzurunden und färbt sich sehr häufig blau mit diesem Reagens. Auch an den Zytoplasmafäden treten bei Anwendung dieses Reagenses mitunter Vakuolen auf, deren Inhalt sich blau färbt.

Legt man Zellfäden 4 Stunden in etwas Alkohol enthaltende Methylenblaulösung, so bildet sich in der Zentralvakuole meist ein blauer Niederschlag, der sich in 1proz. Schwefelsäure nicht löst.

Im Ultramikroskop erscheinen die Zellen dadurch eigenartig, daß die in sehr verschiedener Menge in den verschiedenen Zellen vorkommenden Tröpfchen durch ihr starkes Aufleuchten auffallend hervortreten. In den Chromatophoren erkennt man neben den größeren Tropfen meist hell konturiert auch die unregelmäßigen Körner. Die Stärkeherde leuchten ungemein stark. Die Ränder der bewegten Vakuolen des Wandbelages treten scharf leuchtend hervor. Die Allinante erscheinen bei guter Beleuchtung als noch deutlich aufhellende Gebilde, wenn auch ihre Erkennung wegen der Überstrahlung durch die Stärkeherde schwierig ist. In den optisch leer erscheinenden Zytoplasmafäden sieht man deutlich Tröpfchen und schwierig die Allinante.

Von besonderem Interesse ist die Tatsache, daß man neben den mit dem Mikroskop erkennbaren genannten körnigen und tropfigen Einschlüssen noch eine dritte Art von Zytoplasmaein-

schlüssen mittelst des Ultramikroskopes sichtbar machen kann, nämlich äußerst kleine, anscheinend runde Körnchen oder Lichtscheibchen, welche von geringer Aufhellungsfähigkeit reichlich in den wandständigen Plasmaströmchen vorkommen, aber auch vereinzelt sich langsam bewegend in ruhigerem optisch leeren Zytoplasma neben Allinante und Tröpfchen liegen können. Sie sind jedoch wegen der starken Strahlung der Stärkeherde nur unter sehr günstigen Umständen zu sehen.

Geschleuderte Zellen.

Schließt man nun solche Spirogyrafäden in dünnen Gypsbrei zwischen zwei Objektträger ein und zentrifugiert man sie auf einer Zentrifuge, deren Scheibe einen Radius von 15 cm besitzt und in der Minute 6250 Umdrehungen macht (= 6615 g), 15 Minuten lang, so wird in den Zellen, deren Achse in der Richtung des Radius der Scheibe liegt, die Hauptmasse des Protoplasten, also alle Zytoplasmafäden, der Kern und die Chromatophoren auf die zentrifugale Querwand geschleudert. Aber es bleiben hier (selbst bei Schleuderung mit 8300 Umdrehungen in der Minute) alle Zellwände überzogen von einem feinen Zytoplasmabelag, dessen Untersuchung folgendes Resultat ergab.

Fig. 146. Stückchen des Wandbelages einer geschleuderten Zelle von Spirogyra mit sich bewegenden Vakuolen, hell leuchtenden Vakuolenwänden, mit Plasmaströmen, in denen sich plastische Körnchen, Tröpfchen und äußerst kleine ergastische Körnchen bewegen, welche man nur bei ultramikroskopischer Beleuchtung sieht. Der Grund ist schwarz, die schwarzen Linien sind glänzend weiß zu denken. Ultramikroskop. Vergrößerung 1000fach.

Durch Plasmolyse konnte man nachweisen, daß der Plasmabelag an der Querwand ungefähr 0,5 μ dick war; auf der Seitenwand hat der Plasmabelag stellenweise auch nur diese Dicke, doch finden sich an ihm auch Stellen, an denen bis 5 μ dicke Plasmaklümpchen angehäuft sind. Schon für die mikroskopische Untersuchung bietet der Wandbelag jetzt ausgezeichnete Bedingungen, mehr aber noch für die ultramikroskopische Betrachtung, da für letztere die Überstrahlung durch die Stärkeherde wegfällt.

Im allgemeinen sind die Erscheinungen jedoch ganz dieselben, welche wir an der normalen Zelle beobachten konnten. Nur sind meist die Plasmaströmungen und Vakuolenbewegung lebhafter als in der intakten Zelle, vorzüglich an dickeren Stellen des Zytoplasmabelages. Im Ultramikroskop beobachtet man das Spiel der Vakuolen, die Plasmaströmungen, in denen die Allinante und die Tröpfchen sowie die kleinsten Körnchen lebhaft bewegt werden, sehr schön. Bei guter Beleuchtung sind die größeren Tropfen und die Allinante von einer hellen Lichtlinie umgeben, so daß ein Stückchen des bewegten wandständigen Zytoplasmas das Bild bietet, welches in Fig. 146 dargestellt ist.

Das Verhalten der an die zentrifugale Querwand geschleuderten Protoplasmamasse hat Herr Dr. E. W. Schmidt (1914) beschrieben. Er fand, daß bei 6600 g Kern und Chlorophyllbänder in einem Haufen auf die zentrifugale Querwand geschleudert wurden (Fig. 147).

Sie sind, umhüllt von wenig Zytoplasma, von dem an den Längswänden adhärierenden Zytoplasma, welches wir beschrieben haben, losgerissen worden. Beide Zytoplasmateile fließen wieder zusammen, wenn Kern und Trophoplasten wieder in ihre normale Lage zurückkehren.

Es kann also das Zytoplasma beliebig zerrissen werden und wieder zusammenfließen, ohne daß die maschinelle Tätigkeit desselben geschädigt wird, was durchaus für seine physiologische Homogenität spricht.

Auch die Resultate der in dem Folgenden für Cladophora beschriebenen Versuche lassen sich für die physiologische Homogenität in das Feld führen.

Cladophora.

Die Zellen der zu der Untersuchung benutzten Cladophora zeigten im Wandbelag die durch schmale Streifen farblosen Zytoplasmas getrennten, dicht gelagerten Chloroplasten (Fig. 148). Eine Reihe derselben, welche größer waren, enthielten je einen Stärkeherd mit zwei schalenförmigen Stärkekörnern und einem Pyrenoid. Die anderen Chloroplasten enthielten meist ein Stärkekörnchen. Außerdem lagen im Zytoplasma, außerhalb der Chloroplasten, noch Tröpfchen.

Die großen Zellkerne liegen meist der Chromatophorenschicht des Wandbelages angepreßt, im Zytoplasma, dieses vorwölbend. Was außer dem Zytoplasma des Wandbelages und der Kerntasche vom Zytoplasma noch vorhanden ist, bildet die Wände eines den übrigen Zellraum erfüllenden Zytoplasmaschaumes, dessen Lamellen sich an den Wandbelag und an die Kerntasche ansetzen. In den Lamellen des Zytoplasmaschaumes liegen einige Chloroplasten [1]).

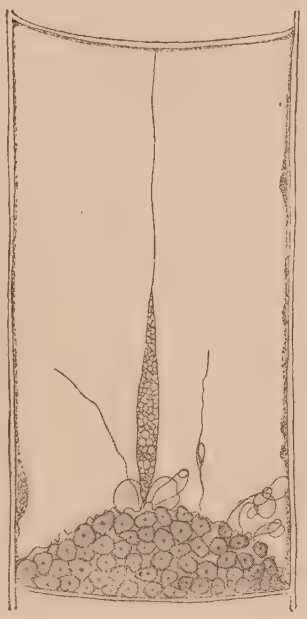


Fig. 147. Eine Viertelstunde bei 6600 g geschleuderte Spirogyrazelle. Auf der zentrifugalen Querwand liegen der Kern und die Chloroplasten, welche so zusammengeschleudert sind, daß man ihre Umrisse nicht mehr verfolgen kann. Auf der Zellwand liegt noch ein Teil des Zytoplasmas als Wandbelag. Ein langer Zytoplasmafaden verbindet den Belag der zentripetalen Querwand mit dem die Trophoplasten enthaltenden Zytoplasma. Aus diesem treten Vakuolen umschließende Zytoplasmamassen heraus, welche sich drehen und winden, so daß die Zytoplasmawände den Eindruck sich drehender und Schleifen bildender Fäden machen. Nach Fig. 2 aus E. W. Schmidt (1914a).

Zentrifugierte Zellen von Cladophora.

Wenn man Zellfäden der Cladophora mit ihrer Längsachse in den Radius der rotierenden Scheibe legt und ungefähr 15 Minuten mit ungefähr 1900 g schleudert, so rücken alle Kerne und Chromatophoren an das zentrifugale Ende der Zellen und nehmen meist weniger als die Hälfte des Zellvolumens ein. Der zentri-

[1]) Die Schaumstruktur wurde etwa von Schmitz, angegeben: Schmitz, Beobachtungen über die vielkernigen Zellen der Siphonocladien. (Festschrift zur Feier des hundertjähr. Bestehens der Naturf.-Ges. zu Halle 1879).

petale Teil der Zelle kann jetzt unter Umständen allein erfüllt sein von einem klaren Zytoplasmaschaum ohne jeden Einschluß, einen Schaum, dessen Waben einen Durchmesser von ungefähr 2 bis 12 μ besitzen und mit farblosem Zellsaft erfüllt sind. Die Zytoplasmalamellen des Schaumes sind ungefähr 0,2 bis 0,35 μ dick. In den Zellen mancher Zellfäden enthalten Wandbelag und Wabenwände sehr kleine Kügelchen, letztere immer in ihren Ecken. Kleine und auch bis 1 μ große Kugeln können auch in den Vakuolen liegen und sich molekular bewegen. Wenn das Abschleudern der Chloroplasten nicht vollständig erreicht worden ist, so sieht man vereinzelte Chloroplasten im sonst chloroplastenfreien Wandbelag oder in den Wabenlamellen der zentripetalen Zellhälfte liegen. Niemals liegt ein Chloroplast in einer Vakuole.

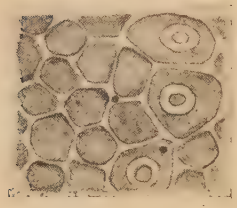


Fig. 148. Wandbelag der Cladophorazelle mit kleinen und großen, dicht gelagerten Chloroplasten. In den großen Chloroplasten je ein Stärkeherd. Vergrößerung 1360fach.

Wenn man die zentrifugierte Zelle mit 10 proz. Salpeterlösung plasmolysiert, so löst sich der chlorophyllreiche Teil nur von der Querwand los, ohne sich in der Quere zusammenzuziehen, während der zentrifugale, farblose Teil sich verkürzt und unregelmäßig verschmälert. Dabei bleibt dieser Teil mit Zytoplasmafäden an der Querwand hängen. Die Schaumstruktur bleibt erhalten, wird aber selbstverständlich durch Kontraktion und Verbiegung etwas unregelmäßig. Setzt man wieder Wasser zum Präparat, so sieht man zuerst die Zytoplasmafädchen sich von der Querwand ablösen, dann sich den ganzen Protoplasten schnell verkürzen und sofort wieder strecken und die Zellwand prall erfüllen, wobei auch der Zytoplasmaschaum seine frühere Form wieder annimmt.

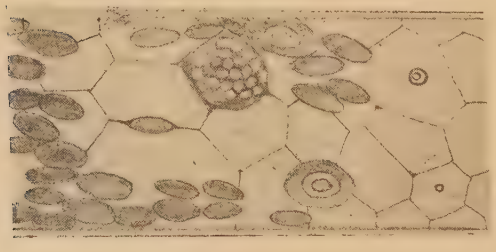


Fig. 149. Schwach geschleuderte Zelle von Cladophora, in welcher die Rückwanderung der Chloroplasten auch schon begonnen hat, mit Zytoplasmaschaum, Zellkern, großen und kleinen Chloroplasten, Körnchen in den Wabenecken und im Innern der Vakuolen. Vergrößerung 1360fach.

Wenn man die Zellen stärkeren Schleuderkräften aussetzt, diese z. B. auf 6600 g oder sogar auf 8300 g erhöht, so verändert sich das Resultat nicht.

Das Zurückwandern der Chloroplasten und Kerne bedarf ungefähr einer Zeit von 24 Stunden. Die Chloroplasten wandern dabei im Wandbelag und in den Wabenwänden wieder nach der farblosen Seite der Zelle. Dabei zeigen sie noch nach 24 Stunden eine gestreckte Form, wie es in Fig. 149 dargestellt ist.

Bei Untersuchung der geschleuderten Zellen mit dem Ultramikroskop zeigen sich die Zytoplasmalamellen vollständig homogen. Selbstverständlich reflektieren sie das Licht an ihren Flächen sehr

stark, und diese Flächen können deshalb bei passender Beleuchtung hell leuchten. Liegen Kugeln in den Ecken der Waben oder in den Vakuolen, so treten sie natürlich leuchtend hervor.

Bei Cladophora ist also der Zytoplasmaschaum relativ formbeständig und läßt sich nicht mit in das zentrifugale Ende der Zelle schleudern. In seinen äußerst feinen Lamellen wandern die größeren und kleineren Trophoplasten und ergastischen Gebilde schnell, ohne Schädigung der Struktur des Zytoplasmas in nicht vorherbestimmten Bahnen. Der Vorgang ist also hier anders, als es sich Mottier dachte, während vielleicht in den Versuchen von Andrews bei Phaseolus in der Tat eine Perforation der Lamellen stattfand und sich bei Cucurbita die Sache mehr verhielt wie bei Spirogyra.

Fig. 150. In einem, zwischen zwei Glasplatten aufgeblasenen Seifenschaum, sinkt Eisenfeilicht (in den durch das Eisenfeilicht (*E*) schwarz erscheinenden Wandkanten) zu Boden, ohne daß dadurch die Lagerung der Schaumkammern in irgendwelcher Weise gestört oder geändert wird (nicht retouchiert).

Fig. 151. Momentaufnahme eines Schrotkornes (*Sch*), das durch einen, zwischen zwei Glasplatten aufgeblasenen Seifenschaum hindurchfällt, ohne dessen Schaumkammern zu zerreißen oder in Umlagerung zu versetzen (nicht retouchiert). $^1/_{10}$ nat. Größe.

Jedenfalls zeigen uns aber auch diese Zentrifugalversuche, daß das Zytoplasma von Fremdkörpern in der verschiedensten Weise mechanisch durchfurcht werden kann, ohne daß seine Leistung und die des ganzen Protoplasten geschädigt wird.

Es verhält sich eben das Zytoplasma auch hier wie eine gewöhnliche Flüssigkeit. Die Fig. 150 und 151 zeigen nach Rhumbler (1914, S. 527), wie in Schäumen feste Körper, je nach ihrer Größe und Schwere sowohl durch die Schaumwände hindurchfallen (wie vielleicht die ergastischen Gebilde bei Phaseolus) als auch „in Schaumkanten entlang fließen“ können (wie bestimmt bei Cladophora, wo sie ebenfalls in den Schaumlamellen laufen können).

Übrigens ist auch schon die Tatsache für uns von Interesse, daß in vielen Zellen der höheren Pflanze, vorzüglich in denen der „Stärkescheiden“ und der Wurzelhaube eine Umlagerung von stärkeführenden Chromatophoren, Oxalatkristallen usw. im Zytoplasma stattfindet, wenn man die Zellen dreht, ohne daß der Protoplast

geschädigt wird. So z. B. Dehneke (1880, S. 10 und 11), Heine (1885, S. 190).

Man könnte auch eine Beobachtung von Rothert, welche dieser an Gallen von Vaucheria Walzi machte, als Beweis für die physiologische Homogenität des Zytoplasmas anführen. Rothert (1896, S. 579) sah die Notommata das Zytoplasma durchquirlen, während das Wachstum der Galle fortdauerte.

Aber es ist hier doch zu beachten, daß der Parasit das Zytoplasma frißt, und daß aus dem die Galle tragenden Thallusteil immer neues Zytoplasma zufließt (S. 555), so daß das durchgerührte Stück Zytoplasma ohne Schaden unbrauchbar werden dürfte.

Anders verhält es sich mit einer Beobachtung von A. Gruber (1886, S. 56). Gruber sagt: „Eine sehr lehrreiche Beobachtung in dieser Richtung machte ich einst an einem Clymacostomum virens. Dieses Infusorium hatte ein einziges Rädertier verschluckt, das nun wie toll im Parenchym (das nicht alloplasmatisch veränderte Zytoplasma, nach unserer Nomenklatur) umherfuhr, alles durcheinanderrührend und die Rindenzone bald vordrängend, bald vermittels seines Strudelorgans einziehend. Das Clymacostomum schien aber durch diesen unruhigen Gast in seinem Innern gar nicht weiter berührt zu werden, denn es schwamm ganz ruhig und gleichmäßig im Wasser umher. Während nun andere Beutetiere, wie kleine holotriche Infusorien, die von demselben Individuum häufig verschluckt wurden, schon nach kurzer Zeit — etwa einer Viertelstunde — verdaut waren, war das Rotatorium nach 24 Stunden noch am Leben, es lag zwar still, aber das Räderorgan war noch in Bewegung. Es müßte natürlich in dieser langen Zeit arge Verwüstungen im Körper des Infusoriums angerichtet haben, wenn irgendwelche komplizierte Strukturen dort vorhanden wären. Das einzige, was man aber an dem sehr lebensfrischen Clymacostomum bemerkte, war, daß am Hinterende, wo das Rädertier lag, der Körper etwas eingebuchtet war, was sich aber am folgenden Tage wieder verwischt hatte, als das Rotator abgestorben und verdaut war."

Diese Beobachtung ist in der Tat ein ausgezeichneter Beweis dafür, daß das Zytoplasma physiologisch homogen ist.

Zuletzt steht die Tatsache in vollem Einklang mit der physiologischen Homogenität des Zytoplasmas, daß man von einkernigen oder mehrkernigen Protoplasten fast beliebig große Stücke des flüssigen Zytoplasmas entfernen kann, ohne daß die Leistung der Zelle wesentlich gestört wird. Würde das Zytoplasma der Zelle an verschiedenen Stellen des Protoplasten verschieden strukturiert sein, so könnte die durch Entfernung eines größeren Teiles des Zytoplasmas entstehende Schädigung der so komplizierte Arbeitsleistung aufweisenden Zelle kaum eine so geringe sein dürfen, wie sie es tatsächlich ist.

Es wird für unsere Zwecke genügen, wenn wir drei der hierher gehörenden Versuche aus der Literatur über diesen Gegenstand als Beispiele auswählen.

K. Gruber (1912)[1]) zerschnitt in einem Uhrgläschen die einkernige Zelle von Amoeba proteus mit einer Lanzettnadel unter Wasser (S. 346) so in zwei Stücke, daß das eine Stück kernhaltig, das andere kernlos wurde. Die Amöben, von welchen viel Zytoplasma abgelöst war, also die kernhaltigen Stücke, verhielten sich folgendermaßen (S. 370): „Die Amöben — deren Körpergröße in einzelnen Fällen bis beinahe auf $^1/_{10}$ der natürlichen Körpergröße reduziert worden war — zeigten stets eine gleichmäßig gute, starke Freßlust, infolgedessen stets ein ziemlich helles, flüssiges Plasma, da mit der Nahrung auch stets das erforderliche Wasser mit in das Plasma aufgenommen wird. So gelang es, Amöben, die auf etwa $^1/_8$ der ursprünglichen Größe reduziert worden waren, nach 6—7 Tagen wieder auf die natürliche Größe zu bringen, wobei, wie schon oben festgestellt, der Kern der Veränderung der Plasmagröße folgt.“

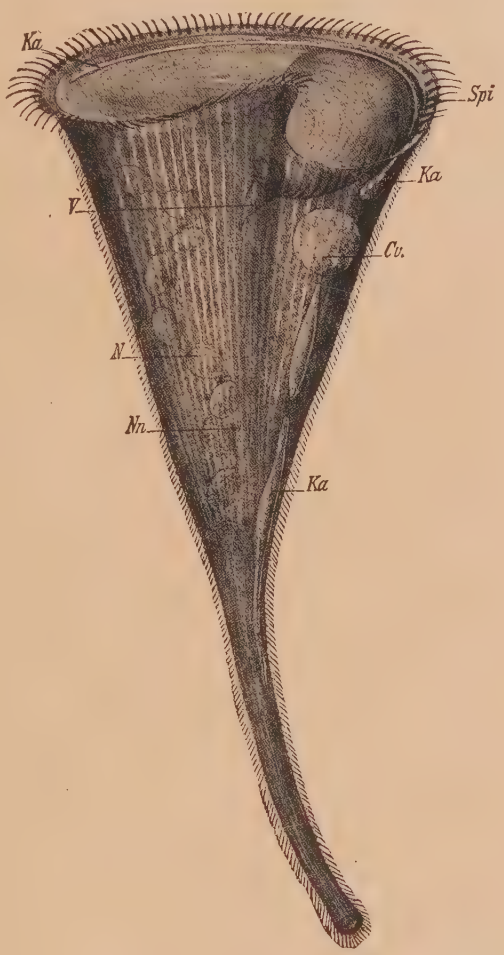


Fig. 152. Stentor coeruleus Ehrb. *N* Hauptkern oder Makronukleus, *Nn* Nebenkern oder Mikronukleus. *Spi* adorale Spirale. *V* Vestibulum. *Cv* kontraktile Vakuole. *Ka* zuleitende Kanäle. Nach Doflein, Lehrbuch der Protozoenkunde, 1909, S. 55, Fig. 63.

Sind Kern und Zytoplasma zur Normalgröße herangewachsen, so findet auch wieder normale Teilung der Zelle statt. Stolc (Zeitschrift für allg. Physiol., 1. Bd., 1902) konnte auch kernlose Stücke von Amöben wochenlang am Leben erhalten.

A. Gruber (1893) benutzte ferner zu seinen Versuchen Stentor coeruleus. Es ist dieses ein Wimperinfusor der Ordnung der Heterotrichen, dessen Individuen im ausgestreckten Zustand ungefähr einen Millimeter lang sind. Während des Schwimmens hat der Körper eine eiförmige oder kugelförmige Gestalt; setzen sich die Individuen mit ihrem dünneren Hinterende fest, so ziehen sie sich oft zu schlanker Trompetenform aus.

[1]) Dort Literatur: Awerinzew 1904, Balbiani 1889, 1893, Nussbaum 1884, 1886, Stolc 1906, usw.

Der ganze Organismus (Fig. 152) ist eine mehrkernige Zelle, deren Zytoplasma außen zu einer hoch organisierten wohl hauptsächlich alloplasmatischen Hülle umgestaltet ist. Von dieser fallen zuerst die blau gefärbten zahlreichen Rippen auf, welche regelmäßig längs verlaufen, sich von hinten nach vorn zu verbreitern und auch das am Vorderende des Organismus liegende Peristomfeld überziehen. An der einen Ecke des letzteren laufen die Streifen zusammen und senken sich, zu einer Spirale gedreht, in die Tiefe bis zur Mundöffnung des Infusoriums, welche durch die Hülle der Zelle in das normale Zytoplasma führt. Die durch blaue Farbkörner gefärbten Rippen wechseln mit farblosen Zwischenstreifen ab, in deren einem Rand je eine Muskelfibrille liegt, die vom Hinterende nach dem Peristomfeld zieht. Neben der Muskelfibrille steht eine dichte Reihe einfacher Geißeln. Komplizierter ist der Geißelapparat ausgebildet, welcher in Beziehung zur Mundöffnung steht. Das spiralige Band von Geißeln, welches das Peristomfeld umgibt und nach dem Munde führt, die adorale Wimperspirale, besteht aus „Membranellen", welche durch Verkleben einer größeren Anzahl von Geißeln entstanden sind (Fig. 153, *1*). Die dadurch entstandene Geißellamelle wird von einer Basallamelle *(2)* getragen, welche in Zytoplasma eingebettet ist und unten in ein feines Endfädchen ausläuft *(3)*, welches sich an eine alloplasmatische Fibrille *(4)* ansetzt, in welche die Endfädchen aller Membranellen des spiraligen Geißelbandes einmünden. Endfäden und Basalfibrille sind wie Nervenfibrillen höherer Tiere zur schnellen Reizleitung bestimmt. Man kann dieses daran erkennen, daß die Geißelbewegung, welche wie eine Welle über das ganze Geißelband hinläuft, sich nicht mehr regelmäßig fortsetzt, wenn man die Basalfibrille an einer Stelle zerschneidet.

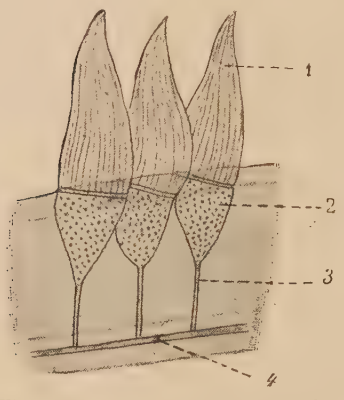


Fig. 153. Drei Membranellen der adoralen Zone von Stentor. Nach Schuberg (1890) und Gruber (1893). *1* Wimperlappen, *2* Basallamelle, *3* Endfaden, *4* Basalfibrillen.

Wir haben also einen sehr komplizierten alloplasmatischen Apparat, welcher das Zytoplasma umhüllt, in dem ein großer rosenkranzähnlich gegliederter Kern (*N* Fig. 152), der Makronukleus, und einige sehr kleine, in der Nähe des Makronukleus gelegene Kerne, Mikronuklei oder Nebenkerne (*Nn*), liegen. Der Makronukleus ist anscheinend der im vegetativen Leben der Zelle wesentlich wirksame, während die Mikronuklei erst bei der Kopulation der Zellen eine augenfällige Rolle spielen. Im Zytoplasma liegt auch eine kontraktile Vakuole (*Cv*).

Mit dieser Zelle experimentierte nun Gruber. Er sagt (1893[1], S. 655): „Bedient man sich eines scharfschneidenden feinen Instru-

[1]) Hier Literatur: Brandt 1877, Balbiani 1888, 1892, Verworn 1889, 1891.

mentes, so gelingt es bei einiger Übung nicht unschwer, den Stentor coeruleus unter der Lupe oder dem Mikroskop in beliebiger Weise zu zerschneiden (vgl. Fig. 7). Trennt man z. B. das Infusorium, dem man fast alles Wasser entzogen hat, damit es ruhig liegt, durch einen horizontalen Schnitt in zwei Teile und läßt rasch wieder Wasser zufließen, so werden beide Teilstücke frei umherschwimmen; man isoliert sie in kleinen Uhrschälchen, und nach etwa 24 Stunden stellt sich heraus[1]), daß beide Stücke wieder ganz vollkommene, normale Stentoren geworden sind, das vordere hat sich also am Hinterende regeneriert, das hintere hat ein neues Scheitelfeld mit den großen Wimpern, dem Schlund und Mund und auch eine pulsierende Blase erhalten. Aber auch ein Mittelstück aus dem Stentor, das man erhält, wenn man zwei parallele Schnitte führt, wie auf Figur 7 zu sehen, regeneriert sich in 24 Stunden zum vollkommenen Infusorium, aber immer so, daß an der Seite, welche vorher nach vorn gelegen, das neue Vorderende und an der anderen das Hinterende sich bildet. Die Plasmateile, welche sich zu den neuzubildenden Organen zusammenfügen, bleiben also immer orientiert — — —. Die Seite des Teilstückes, welche vorher nach vorn lag, erzeugt die Organe des Vorderendes und umgekehrt. Daß es nicht eine beschränkte Anzahl von Plasmateilchen ist, welche allein die Fähigkeit besitzt, die verlorengegangenen Körperteile wieder aufzubauen, sieht man daraus, daß auch sehr kleine Stücke regenerationsfähig sind. So nahm ich z. B. von einem Stentor ausgehend die künstliche Teilung viermal hintereinander vor; immer waren nach 24 Stunden die Stücke wieder regeneriert. Da aber kein Wachstum dazwischen erfolgen konnte, waren die künstlichen Urenkel so klein, daß endlich eine fünfte Zerschneidung mißlang.“

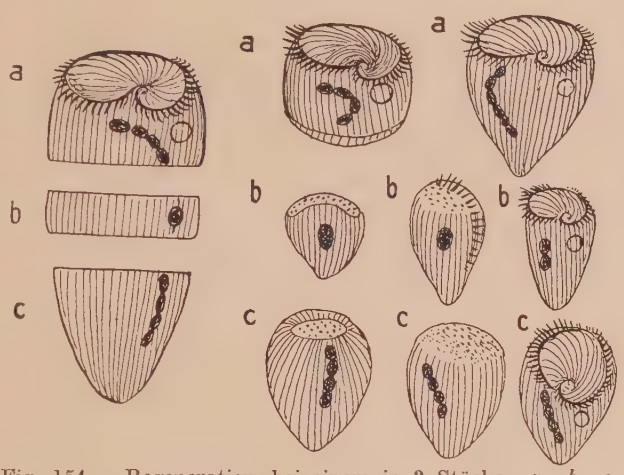


Fig. 154. Regeneration bei einem in 3 Stücke, *a*, *b*, *c*, zerschnittenen Stentor; Kern, pulsierende Vakuole und das Scheitelfeld sind dargestellt. Nach A. Gruber (1893, Fig. 7).

Hier tritt uns die physiologische Homogenität des Zytoplasmas wieder klar vor die Augen, denn es ist ja jede Querschnittfläche des Zytoplasmas fähig, ein Peristomfeld zu bilden, jede Querschnittfläche kann ein Hinterende erzeugen, jedes Stück Zytoplasma eine

[1]) Die sich regenerierenden Stücke enthielten stets auch ein Stück des Kernes.

kontraktile Vakuole. Die Ursache der Polarität der Zellstücke dürfen wir, da ja das Zytoplasma, wie wir wissen, eine ohne Schaden durcheinanderquirlbare Flüssigkeit ist, nicht im zentralen Zytoplasma, sondern nur in den äußeren Teilen der Zelle suchen.

Zu den Gruber'schen Versuchen mag noch ergänzend bemerkt werden, daß es Lillie gelungen ist, durch Zerschütteln von Stentor polymorphus und coeruleus Stückchen zu erhalten, welche nur einen Knoten des rosenkranzförmigen Zellkernes enthielten, die Größe von ungefähr 80—90 μ Kugeldurchmesser, also ungefähr $^1/_{27}$ des Volumens des normalen Stentors besaßen und sich zu einem normalen Tier regenerierten.

Die angeführten Tatsachen sind in ihrer Gesamtheit durchaus beweisend für den Satz: Das optisch homogene Zytoplasma ist auch physiologisch homogen.

4. Die ergastischen Organstoffe des Zytoplasmas und der übrigen Organe des Protoplasten.

Die chemischen Verbindungen, aus denen die ergastischen Gebilde bestehen, sind alle von den Organen ausgeschieden, in welchen die ergastischen Ante liegen. Sie sind demnach auch mindestens in kleinen Quantitäten in den Organen enthalten, denen die ergastischen Gebilde angehören.

Fassen wir das Zytoplasma ins Auge, so haben wir also festzuhalten, daß in der homogenen wässerigen Lösung des Zytoplasmas auch die Stoffe zeitweise bis zur Sättigung gelöst sind, welche in den ergastischen Anten des Zytoplasmas enthalten sind, daß diese aus ihrer übersättigten Lösung im Zytoplasma abgeschieden sind. Wie groß jeweils die Konzentration der betreffenden Stoffe im Zytoplasma ist, wissen wir selbstverständlich nicht. Wir können also die qualitative Zusammensetzung des lebenden Zytoplasmas bis zu einem gewissen Grade aus der Zusammensetzung der Einschlüsse erschließen, und die Zusammensetzung aller im Zytoplasma der Organismen vorkommenden Zytoplasmaeinschlüsse lehrt uns, was wir von chemischen Molekülen im lebenden Zytoplasma suchen dürfen. Die chemische Untersuchung der toten Zelle würde uns das nicht sicher erweisen, denn wir wissen nicht, welche stofflichen Veränderungen beim Absterben der Zelle eintreten. So angesehen, ist die Kenntnis der ergastischen Gebilde von großer Bedeutung für die Kenntnis des Zytoplasmas.

Die Kenntnis der Zusammensetzung der ergastischen Gebilde liegt, wie wir schon sahen, noch sehr im argen. Nur in relativ seltenen Fällen ist es möglich, die ergastischen Gebilde so zu isolieren, daß sie makrochemisch untersucht werden können, noch seltener ist es, daß ihnen bei der Isolierung keine Substanzen aus der toten Zelle beigemischt werden. Dennoch sind wir, wie wir auch in dem Kapitel VI sahen, über die Zusammensetzung vieler ergastischer Ante unterrichtet, so daß es sich lohnt, einige Beispiele für die Gruppen des chemischen Systems anzuführen, welche im Zytoplasma vorkommen können.

Wir werden, wie stets bisher, von den ergastischen Gebilden nur die ergastischen Einschlüsse des Zytoplasmas, also auch die Bestandteile des Zellsaftes und der Milchsäfte berücksichtigen. Die Sekrete, welche die Drüsenzellen ausscheiden, haben wahrscheinlich für die hier zu erörternde Frage dieselbe Bedeutung, wie die Einschlüsse des Zytoplasmas, aber man könnte ja auch meinen, sie entständen aus vom Zytoplasma ausgeschiedenen andersartigen chemischen Verbindungen erst durch Reaktionen innerhalb der Zellhäute.

Die Untersuchung des Zellsaftes von Valonia (Arthur Meyer, 1891) hat sichergestellt, daß Chlor, Phosphorsäure, Magnesium, Kalium, Natrium dort vorkommen. Die Untersuchung von Milchsäften haben außerdem in diesem noch Kaliumnitrat (Lactucarium), Eisen, Aluminium und Kalzium nachgewiesen. Mehrwertige Alkohole der Fettreihe, z. B. Mannit, und Kohlehydrate finden sich im Zellsaft im gelösten Zustand. Als Beispiel eines in Form von Gallerte im Zytoplasma vorkommenden Kohlehydrates sei das Glykogen erwähnt. Organische Säuren der Fettreihe sind in Milchsäften gefunden worden, so r-Äthylidenmilchsäure bei Papaver somniferum, Äpfelsäure bei Hura crepitans und Ficus elastica, Zitronensäure bei Lactuca. Oxalsäure kommt häufig im Kalziumoxalat des Zytoplasmas vor. Fett, verschiedenartigste Fettsäuren enthaltend, kommt in den Fettropfen des Zytoplasmas vor. Eiweißstoffe treten in Form von Kristallen, Gallertmassen und Lösung äußerst häufig als ergastische Gebilde im Zytoplasma auf. In den Sekrettropfen der Sekretzellen spielen zuerst Benzolderivate eine große Rolle. Es seien davon beispielsweise erwähnt: a) Phenole. Chavicol in Piper Betle, Eugenol im Blatt von Cinnamomum Ceylanicum, Safrol in Sassafras officinalis, Asaron in Asarum europaeum. b) Alkohole. Cubebin in Piper Cubeba. c) Aldehyde. Zimtaldehyd in Cinnamomum ceylanicum, Asarylaldehyd in Acorus Calamus. d) Säuren. Zimtsäure in den Blättern von Cinnamomum. Sehr häufig sind Gerbsäuren in Zellsäften. Ferner sind Terpene in Sekretzellen sehr verbreitet. a) aliphatische Terpene. Myrcen in Pimenta acris, Linalool und Citral in Blättern von Sassafras officinalis. b) Zyklische Terpene. Pinene, Terpineol, Kamphen, Borneol in der Wurzel von Valeriana officinalis; Rechtsphellandren in Zingiber officinale; Terpinen in den Samen von Elettaria Cardamomum. c) Sesquiterpene. Zingiberen in Zingiber officinale. Ein Polyterpen ist der Kautschuk, der im Milchsaft der Morazeen, Euphorbiazeen, Apozyneen usw. vorkommt. Ferner enthalten die Milchsäfte oft Alkaloide, z. B. Narkotin, Papaverin, Narcein, Morphin und Kodein im Milchsaft von Papaver somniferum.

Die ergastischen Gebilde des Zytoplasmas sind aus solchen und ähnlichen chemischen Verbindungen bestehende Massen, welche größer als 0,1 μ sind. Alle kleineren Massen dieser Verbindungen sind unsichtbar, brauchen aber deshalb noch lange nicht molekular im Zytoplasma gelöst zu sein, und es ist anzunehmen, daß viele dieser Stoffe in dieser Zwischengröße im Zyto-

plasma vorhanden sind. Aber auch von den molekular gelösten Stoffen, die in ergastischen Gebilden auftreten, sind wir nicht gezwungen anzunehmen, daß sie im Zytoplasma anderer Natur sind als in den ergastischen Gebilden. Sie werden auch innerhalb des Zytoplasmas chemische Individuen bleiben und sich von den gleichen, außerhalb der Zelle befindlichen Stoffen nicht unterscheiden. Man könnte annehmen wollen, die in Rede stehenden Stoffe beteiligten sich alle am Aufbau der vererbbaren Struktur des Zytoplasmas, seien im Zytoplasma festgelegt, vielleicht verändert, aber wir wissen, daß das Zytoplasma eine homogene wässerige Lösung ist, in der kaum eine stabile Struktur aus so großen Bausteinen, wie es die Moleküle sind, und sicher keine große, das ganze Zytoplasma umfassende, in sich fest gefügte Struktur, an welchen diese Stoffe mitbauen könnten, vorhanden sein kann. Jedenfalls ist es am wahrscheinlichsten, daß die im optisch homogenen Zytoplasma vorkommenden chemischen Verbindungen, die auch in ergastischen Gebilden liegen, und die wir mit Beziehung darauf als „ergastische Organstoffe“ bezeichnen wollen, innerhalb des Zytoplasmas und innerhalb der ergastischen Gebilde durchaus gleichartig sind.

Für die allermeisten der hierher gehörenden Körper, z. B. für die Fette, die Terpene, die organischen Säuren, wird man der ausgesprochenen Ansicht wohl ohne weiteres zustimmen, nur für die Eiweißstoffe wird es vielleicht anders sein. Ich will deshalb über die Eiweißstoffe als ergastische Stoffe noch besonders reden.

Manche Autoritäten der Biologie und der physiologischen Chemie waren und sind noch der Ansicht, daß die Eiweißkörper die wichtigsten Bausteine der lebenden Substanz sind, andere bezweifeln oder verneinen es. Der Botaniker Hanstein (1880 a, S. 25) nennt die „spezielle Albuminatform, welche die Masse des Protoplasmas aller Pflanzenzellen zu bilden scheint“, allen den vom Protoplasmaleib ausgehenden, mechanischen und chemischen, vitalen Leistungen als Werkzeug und Vermittlungssubstanz dient, „Protoplastin“.

Alfred Fischer (1899) steht durchaus auf dem Standpunkt, daß das Protoplasma aus Eiweißkörpern aufgebaut sei. Bei allen Versuchen, welche er zur Erklärung der Strukturen des Plasmas macht, geht er von diesem Standpunkt aus. Auch Pflüger, dem sich von Botanikern Detmer (Vergleichende Physiologie des Keimungsprozesses, 1880) anschloß, ebenso O. Loew sind zu nennen.

O. Loew sagt z. B. (1906, S. 10): „Die Logik zwingt uns dazu, im chemischen Charakter der Proteinstoffe die Ursache der Lebensenergie und in der Organisation dieser spezifischen Proteinstoffe die Ursache der Lebensfunktionen zu suchen. Die Logik zwingt uns ferner zur Folgerung, daß eine Veränderung dieser Proteinstoffe durch Umlagerung in den Molekülen zum Tode der Zellen führt.“ Siehe auch die Abhandlung von Loew in der Biochem. Zeitschrift Bd. 71, S. 306, 1915 und die dort angegebene Literatur.

Strasburger schrieb 1913 (S. 16): „Sicherlich spielen aber im lebenden Protoplasma die Eiweiß- oder Proteinstoffe die Haupt-

rolle.“ Doch läßt er unentschieden, wie viel davon „plastisches Reservematerial“ darstellt.

Botazzi (1911—12, S. 82) behauptet: „Die Wirkung der Reaktion und die Anpassung bleibt dann mit mehr oder weniger leicht erkennbaren Merkmalen den Grundbestandteilen des Protoplasmas eingeprägt, das sind eben die Eiweißstoffe, die so auf verschiedene Weise in ihrer molekularen Zusammensetzung mehr oder minder modifiziert werden.“

Oskar Hertwig (1912) meint, die „elementaren Lebenseinheiten“ seien „Komplexe von Eiweißmolekülen“ und seien daher mit Eigenschaften begabt, die von den Eigenschaften des einfachen Eiweißmoleküls ebenso verschieden seien wie die Eigenschaften des letzteren von den es aufbauenden Atomen.“

Albrecht Kossel (1913, S. 376) ist ein Vertreter der Ansicht, daß die Eiweißstoffe als wichtigste Bausteine des Protoplasten und seiner Organe zu betrachten seien, wenn auch seine Ansicht wesentlich nur an der Untersuchung der Kerne gewonnen ist, und er nichts über die Zusammensetzung des Zytoplasmas aussagt.

Zur besseren Charakterisierung von Kossel's Stellung zu unserer Frage mag noch angeführt werden, was er 1891 (S. 182) aussprach: „Die Wahrnehmung, daß alle Protoplasmen Eiweiß enthalten, ist eine alte und hat zu der Vorstellung geführt, als sei das Eiweißmolekül der eigentliche Träger des Lebens und alle übrigen Stoffe nur Trabanten oder Werkzeuge dieses allein lebendigen Teiles der Zelle, eine Anschauung, welche sich heute weder beweisen noch widerlegen läßt.“

E. A. Schäfer (1913) nennt die Kernsubstanz „fons et origo aller wirksamen Prozesse innerhalb der Zellen“.

Hugo de Vries vertrat dagegen eine andere Anschauung schon 1889. Er sagt (1889, S. 39): „Für die Bezeichnung des Protoplasmas als einen Eiweißkörper oder als ein Gemenge von solchen stützt man sich auf chemische Analysen und auf mikrochemische Reaktionen. Diese letzteren weisen ohne Zweifel die ganz gewöhnliche Anwesenheit von Eiweiß im Protoplasma nach. Aber die Erklärung dieser Tatsache liegt auf der Hand: das Eiweiß kann im Imbibitionswasser des Protoplasmas ebenso gut gelöst sein, als es im Zellsaft nachweislich häufig im gelösten Zustand vorhanden ist. Auch ist es nicht unwahrscheinlich, daß beim Töten der Protoplaste oft Eiweißkörper gebildet werden. Um eine Identität von Protoplasma und Eiweiß behaupten zu können, sollte aber doch wenigstens nachgewiesen sein, daß Eiweißreaktionen keinem Protoplasten und auch keinem einzelnen ihrer Organe ganz fehlen. Und solches scheint doch keineswegs der Fall zu sein (vgl. Zacharias, Bot. Zeit. 1883, S. 209). Zellkern, Trophoplaste und Körnerplasma sind wohl, in gut ernährten Zellen, nie ohne Eiweiß beobachtet worden. Aber ob die Wand der Vakuolen und die Hautschicht eiweißhaltige Gebilde sind, dürfte noch sehr fraglich sein. (Vgl. Pringsheim's Jahrbücher Bd. XVI, S. 512).“

Es läßt sich nun in der Tat zeigen, daß für die zur Gewohnheit gewordene Anschauung, die Eiweißkörper dienten für den Aufbau der vererbbaren Struktur der Zelle, irgendwelche Beweise

nicht vorliegen, und daß es sogar viel wahrscheinlicher ist, daß die Eiweißkörper keine Bausteine der lebenden Substanz sind, sondern ausschließlich ergastische Stoffe. (Siehe auch Arth. Meyer 1915). Die kritische Durchsicht der makrochemischen Untersuchungen über die Zusammensetzung der Organe des Protoplasten, die in Kap. VII 4 ausgeführt wird, zeigt uns, daß die Arbeiten keinen Beweis für die Beteiligung der Eiweißkörper am Aufbau der lebendigen Substanz enthalten.

Ferner zeigt die kritische Durchsicht der chemischen Arbeiten, daß die von den Chemikern aus tierischen und pflanzlichen Zellen gewonnenen Eiweißkörper sicher zum allergrößten Teil von ergastischen Gebilden der Zellen stammen, und daß es in ganz wenigen Fällen zweifelhaft bleibt, ob es so ist oder nicht.

Fassen wir zuerst die einfachen Eiweißkörper oder einfachen Proteine ins Auge, so haben wir unter den Albuminen das Serumalbumin, Eieralbumin, Milchalbumin sicher als ergastische Substanzen aufzufassen. Auch die Globuline der Eier, des Serums und der Milch, das Perkaglobulin aus dem Rogensack der Barsche, vielleicht die Kristalline der Kristallinse des Auges gehören zu den ergastischen Gebilden der Zelle. Besonders aber sind die gut untersuchten Eiweißstoffe der Samen als ergastische Stoffe zu bezeichnen. Die Samen enthalten sowohl im Embryo wie im Endosperm und Perisperm die Aleuronkörner als ergastische Gebilde, eingetrocknete Vakuolen, deren Inhalt als Reservestoff dient. Die Hauptmasse der Aleuronkörner besteht aus Globulinen. Danach können wir die bei den neueren genauen makrochemischen Untersuchungen der Samen gefundenen Globuline, welche leider nicht aus den vorher isolierten Aleuronkörnern gewonnen, sondern aus den Samen durch 10proz. Kochsalzlösung ausgezogen wurden (siehe Abderhalden 1911 und Cohnheim 1911), als Bestandteile der Aleuronkörner ansprechen. Eine exakte makrochemische Untersuchung isolierter Aleuronkörner verschiedener Samen wäre auch deshalb sehr erwünscht, weil auch noch andere phosphorfreie Eiweißkörper aus den Samen hergestellt wurden, welche wohl teilweise auch in den Aleuronkörnern vorhanden sein werden. So wurden aus dem wässerigen Extrakt der Samen durch Dialyse in Wasser lösliche, in der Hitze koagulierende Albumine gewonnen, die anscheinend aus den Embryonen stammen. Ferner sind in den Samen alkohollösliche Eiweißkörper (z. B. Gliadin, Hordein, Zein) enthalten und aus den Embryonen übrigens auch, was hier nebenbei bemerkt werden soll, Nukleinsäure in Verbindung mit Protein gewonnen worden. Die alkohollöslichen Eiweißstoffe kann man wohl auch nicht als Bausteine des Protoplasten auffassen.

Ergastische Gebilde sind auch die aus Eiweißkörpern bestehenden Zwischensubstanzen der Tiere, deren Substanzen man wohl als „Gerüsteiweiße“ bezeichnet hat oder als Albuminoide. Es gehören dazu z. B. das Kollagen, Elastin, Fibroin, Spongin.

Eine biologisch besonders interessante Gruppe der Proteine bilden die Proteide oder zusammengesetzten Eiweißkörper.

Es sind das Verbindungen von einem oder mehreren einfachen Eiweißkörpern mit einem Körper, welcher kein Eiweiß ist. Kossel nennt einen solchen Körper dann „die prosthetische Gruppe“ des Proteides. Man teilt die Proteide am besten nach solchen Gruppen ein.

Phosphoproteide, Eiweißkörper, deren prosthetische Gruppe Phosphorsäure ist (Cohnheim 1911, S. 277).

Hierunter finden wir sicher das Eiweiß vieler ergastischer Gebilde der Zellen. Das Kasein der Milch, das Vitellin der Eidotter des Huhns, das Ichthulin der Fischeier stammt aus ergastischen Gebilden, ebenso die muzinähnlichen Phosphorproteide der Niere, Gallenblase usw.

Die Nukleoproteide, welche als prosthetische Gruppe eine Nukleinsäure enthalten.

In den allermeisten Fällen läßt sich für die untersuchten Nukleoproteide nicht ohne weiteres sagen, daß sie ergastischer Natur sind. Nur die Nukleinsäure des Blutserums wird ergastischer Natur sein.

Aus diesem Grunde wollen wir uns nachher etwas eingehender mit den Nukleoproteiden beschäftigen.

Die Nukleinsäuren sind schwefelfreie, Stickstoff und Phosphor enthaltende organische Säuren. Es gehören zu ihnen z. B. die echte Nukleinsäure, aus Thymus, Leber, Milch usw., die Guanylsäure, die Inosinsäure. Die Nukleinsäure enthält in ihrem Molekül: Adenin, Guanin, Thymin, Cytosin, Phosphorsäure und eine Hexose.

Die Nukleoproteide sind noch relativ wenig bekannt; man weiß, daß die Eiweißpaarlinge der Nukleinsäure der Fischhoden Protamine und Histone, sind. Histone enthalten auch die Nukleoproteide der Leukozyten des Thymus und der Blutkörperchen. Andere Eiweißpaarlinge hat man nicht isoliert.

Es sind Nukleoproteide oder Nukleinsäuren hergestellt worden aus Spermatozoiden der Fische, roten Blutkörperchen der Vögel und Reptilien, aus Pankreas, Kalbsthymus, Schilddrüse, Nebennieren, Leber, Muskel, Lunge, Gehirn, Amöben, Bakterien, Hefe, Mohnsamen, Elaissamen, Weizenembryonen, Gerstenfrucht, Blutserum, Magensaft.

Ehe wir über die Gruppe der Nukleoproteiden weiter verhandeln, wollen wir nur als letzte Gruppe wichtiger Eiweißkörper die Glykoproteide erwähnen.

Es sind Eiweißkörper, welche beim Kochen mit Säuren eine reduzierende Substanz liefern (z. B. Glukosamin und Galaktosamin). Dazu gehört das Eieralbumin, die Muzine und Mukoide. Die den Charakter der Säuren besitzenden Mukoide und Muzine sind nicht durch Erhitzen koagulierbare, phosphorfreie Eiweißkörper. Die Glykoproteide bilden wohl in dem Zellkörper durchweg ergastische Gebilde. Sie setzen z. B. den Schleim der Weinbergschnecke, die Schleimhülle der Froscheier, die Grundsubstanz der Gallertschwämme, die Eihülle der Barscheier, teilweise die Zwischensubstanz des Knorpels, die Eihülle des Tintenfisches zusammen.

Es ist also zweifellos, daß die meisten der aufgezählten Eiweißkörper als ergastische Gebilde der Zelle vorkom-

men, und das für sie nicht der geringste Anhaltspunkt dafür existiert, daß sie sich am Aufbau der Organe des Protoplasten beteiligen.

Nur bei den Nukleoproteiden ist das nicht aus den vorliegenden Tatsachen ohne weiteres zu folgern, doch werden wir später zeigen, daß auch für die Nukleoproteide kein sicherer Beweis für die Beteiligung derselben am Aufbau des Protoplasten vorliegt, daß sie auch im Kern mindestens als ergastische Organstoffe vorkommen und sich wahrscheinlich in ergastischen Einschlüssen des Protoplasten häufig finden.

Was die Makrochemie über das Vorkommen der Nukleoproteide in den Zellkernen lehrt, finden wir in Kap. VII 9c.

Die Meinung, daß die Nukleinsäure zu den wichtigsten Bausteinen der Substanz des lebenden Zellkernes gehöre, ist verbreitet.

Kossel sagt 1913 (Kultur der Gegenwart, S. 383): „Das Vorkommen der Nukleinsäure ist an den Zellkern geknüpft und zwar an einen Teil des Kernes, der sich durch seine Neigung zur Aufnahme basischer Farbstoffe vor den übrigen morphologischen Kernbestandteilen auszeichnet und der den Histologen schon lange unter dem Namen „Chromatin“ bekannt war. Diese Tatsache ist für die Beziehung der Chemie zur Zellenlehre von prinzipieller Bedeutung, denn sie gibt uns in einer bisher einzig dastehenden Weise für ein Elementarorgan der Zelle neben der morphologischen noch eine chemische Kennzeichnung. Die Kenntnis der eigenartigen Bausteine, welche das Chromatin des Zellkerns bilden, muß als Grundlage für die Erforschung der chemischen Tätigkeit dieses Elementarorgans betrachtet werden. Diese Tätigkeit ist aber im wesentlichen in einer Beziehung zum Wachstum und zur Ergänzung des Protoplasmas zu suchen.“

Es findet sich in dieser Auseinandersetzung Kossel's vorzüglich auch der für die Auffassung der Bedeutung der Nukleinsäure wichtige Satz vertreten, daß die Nukleinsäure nur in dem Zellkern vorkomme, ihn besonders charakterisiere. Wir wollen deshalb uns zuerst einmal fragen, ob dieses sicher der Fall ist.

Ich habe ausgesprochen, daß das im Zytoplasma der tierischen und pflanzlichen Zelle verbreitete, im Zellkern nicht aufzufindende „Volutin“ nach seinen mikrochemischen Reaktionen eine Nukleinsäureverbindung zu sein scheine. Wäre meine Annahme richtig, so würden wir sicher wissen, daß die Nukleinsäure mikroskopisch erkennbare ergastische Gebilde des Zytoplasmas mit aufbauen könne und als Reservestoff der Zelle in Betracht käme. Makrochemisch ist meine Annahme über die Natur des Volutins leider noch nicht geprüft worden.

Über mikrochemische Anhaltspunkte für das Vorkommen der Nukleinsäureverbindungen in ergastischen Gebilden des Zytoplasmas siehe weiter Kapitel VI, 2C und VI, 2Da, wo es auch wahrscheinlich gemacht worden ist, daß in den Nukleolen Nukleinsäure vorkommt.

Makrochemisch ist es sicher nachgewiesen, daß auch im Blutserum Nukleoproteide vorkommen (Liebermeister 1906), doch könnten sie von zerfallenen Leukozyten herstammen.

Nach Lilienfeld und Huiskamp stammt das Nukleoproteid aus Thymus vermutlich aus dem Zytoplasma. Huiskamp sagt 1901 (S. 168): „Lilienfeld (Z. f. physiol. Chemie, 18, S. 478) vermutet, daß das Nukleohiston im Kern der Thymuszellen enthalten war, das Nukleoproteid im Zytoplasma.

Halliburton (1892) stellte aus gereinigten Katzennieren ein Nukleoalbumin her, welches bei 63° koagulierte und bei Verdauung mit Pepsinsalzsäure einen Rückstand von „Nuklein" hinterließ. Das Nukleoalbumin konnte er auch durch Kochsalzlösung aus der Niere ausziehen. Er spricht sich auch über die Frage aus, ob sein Nukleoalbumin dem Zytoplasma oder dem Kern entstamme. Seite 817 sagt er: „The nuclei when examined microscopically in the residue appeared practically unaltered, they are however a little swollen when the sodium chloride method is used. The yield of nucleoalbumin appears too large to come altogether from the nuclei, and moreover it is matter of difficulty to obtain nucleoalbumin by these methods from all organs, which have nuclei; this is notanly the case with the liver. One can therefore hardly resist the conclusion that the nucleoalbumin originates chiefly from the cellprotoplasm."

Recht fraglich scheint es, ob die von Osborne in den Weizenembryonen gefundene Nukleinsäure (Biochem. Handlexikon 1911, S. 1; Cohnheim 1911, S. 224) aus den Kernen der embryonalen Zellen stammt, da die Zellen der Embryonen gewöhnlich auch viele zu den Eiweißkörpern im weitesten Sinn gehörende Stoffe im Zytoplasma führen.

Masing (1910, S. 171) hält es nach seinen Untersuchungen für äußerst wahrscheinlich, daß das ungefurchte Seeigelei Nukleinsäure in relativ bedeutender Menge im Zytoplasma enthält.

Nach den angeführten Untersuchungen ist es also nicht unwahrscheinlich, daß Kossel's Satz, daß die Nukleinsäure nur im Zellkern vorkomme, unrichtig ist. Sie scheint sich auch im Zytoplasma und in ergastischen Gebilden zu finden.

Wertvoll für die Beantwortung der Frage, ob die Nukleinsäure am Aufbau der vererbbaren Struktur beteiligt sei, ist die Tatsache des hohen Gehaltes der Zellkerne und der Spermatozoidenköpfe an den Nukleinsäureverbindungen (Ackermann, Zeitschr. f. physiol. Chemie, Bd. 43, S. 299). Auch wenn der Gehalt geringer als 99% ist, ist nicht anzunehmen, daß — eine solche chemische Verbindung — fähig sein sollte, die wesentlich komplizierte Arbeit zu leisten, welche wir an einer Zelle beobachten. Eine so massenhaft vorkommende chemische Verbindung kann gar nicht als Baustein der komplizierten Zellmaschine betrachtet werden.

Ferner spricht das, was wir von der Verteilung der wichtigsten Reservestoffe in den Organen der Zelle wissen, sehr dafür, daß die Nukleinsäure ebenfalls eine ergastische, für den Stoff- und Energiewechsel wichtige Substanz ist. Wir wissen, daß das Zytoplasma als ergastische Gebilde und Substanzen stets Kohlehydrate

enthält, ferner meist Fett. Ebenso sind die Chromatophoren reich an Kohlehydraten und enthalten oft Eiweiß in Form ergastischer Gebilde. Nun fehlen Fett und Kohlehydrate den Kernen stets, nur Eiweißkristalle kommen in ihnen hier und da als ergastische Gebilde vor. Es ist nun nichts wahrscheinlicher, als daß die Nukleoproteide ergastische Substanzen sind, welche in den Kernen eine ähnliche Rolle spielen, wie Fette und Kohlehydrate in den anderen Organen.

Damit steht eine Erfahrung im Einklang, welche Kossel (1882) gemacht hat. Er fand, daß schnell wachsende embryonale Muskeln mehr „Nuklein-Phosphorsäure“ (S. 9) enthalten als die des erwachsenen Individuums (S. 15). Die Nukleinverbindungen sind in den wachsenden Teilen in größerer Menge vorhanden, weil sie als Reservestoffe für den Aufbau neuer Zellen eben so nötig sind wie die Kohlehydrate, Fette und Eiweißstoffe, welche in den Keimlingen der Pflanzen liegen.

Es ist dabei nicht nötig, daß die Nukleinverbindungen erheblich angegriffen werden, wenn ein Organismus hungert. Man kann zwar aus dem schnellen Verschwinden einer Substanz im Hungerzustand schließen, daß sie ein Reservestoff ist, aber nicht aus dem relativ langsamen Verbrauch im Hungerzustand, daß sie kein Reservestoff ist. Es ist z. B. sehr wohl möglich, daß der Phosphor oder eine seiner Verbindungen, die aus der Nukleinsäure entnommen wird, wichtig für den Aufbau neuer Organe des Protoplasten ist, aber wenig für den Betrieb der nicht wachsenden Zelle gebraucht wird. Dann wird die Nukleinsäure beim Hungern einer nicht wachsenden Zelle wenig angegriffen werden. Es spricht daher auch die Erfahrung von Kossel, daß die Quantität seiner „Nuklein-Phosphorsäure“ bei Hühnern „wenig wechselt, ob der Organismus hungert oder nicht“, nicht dagegen, daß die Nukleinsäure eine ergastische Substanz des Zellkernes ist.

Wir wollen auch noch einige Bemerkungen von Zacharias (1910) über die Chromosomen und das Chromatin wiedergeben. Er sagt S. 237: „Aus der morphologischen Literatur ergibt sich für zahlreiche Fälle, daß die Chromosomen des in Teilung begriffenen Kernes nicht ausschließlich aus Chromatin bestehen. Für eine Reihe von Fällen ist sichergestellt, daß das Chromatin an kugelige oder auch anders gestaltete Körper gebunden ist. Auch im ruhenden Kern ist in großer Verbreitung das Vorkommen kleiner Chromatinkugeln in chromatinfreier Umgebung beobachtet worden.“

„Die chromatische Substanz des Kernes erfährt in den untersuchten Fällen im Beginn der Teilung eine Zunahme (Berthold 1886, S. 194; Strasburger, Histol. Beiträge, Heft 1, 1888, S. 33). Daß es sich dabei um eine Zunahme des Gehaltes an Kernnuklein handelt, ergibt sich z. B. aus dem Vergleich benachbarter, in Ruhe und im Beginn der Teilung begriffener Zellen des Pleroms der Wurzelspitze von Tradescantia virginica (Zacharias, Bot. Zeitung 1887, S. A. S. 19; Flora 1895, Ergänzungsband, S. 239).“

Diese Zunahme des „Kernnukleins“ beim Beginn der Teilung, ferner das Vorkommen von „Plastin“ in den Chromosomen stimmt

mit unserer Vorstellung, daß die Nukleinsäureverbindung der „Chromatinkörper“ und Chromosomen eine ergastische Substanz sei, welche vorzüglich beim Neubau der Kerne in ihren Spaltungsprodukten Verwendung finde. Diese Nukleinsäureverbindung ist durch ihre Färbbarkeit leicht nachweisbar und liegt in mehr oder weniger großer Menge in der Grundsubstanz der Chromosomen, die in toten Kernen teilweise als „Plastin“ imponieren.

Daß Nukleinsäureverbindungen in den Chromosomen nicht unbedingt vorkommen müssen, zeigt uns die Untersuchung von Jörgensen (1913b), welche er an Eiern von Patella, Piscicola, Tinca, Leuciscus, Astacus, Salamandra anstellte. Er fand, daß die „basichromatischen“ Chromosomen der Mitosen und die der Bukettstadien bei Pepsinbehandlung vollkommen unverdaut blieben, wie es auch Zacharias (1910, S. 226) für die Kerne der Endospermanlage von Iris usw. fand. Nach dem Bukettstadium sind jedoch die Chromosomen „oxychromatisch“, und lösten sich in 6—10 Minuten bei Zimmertemperatur in Pepsin auf. Jörgensen (S. 78) sagt: „Diese Tatsache, die für wachsende Eier ganz allgemein zu sein scheint, ist von Bedeutung, denn sie zeigt, daß die Chromosomen während des Eiwachstums keine Nukleinsäure mehr enthalten. Sie enthalten Nukleinsäurekomponenten auch nicht in fein verteilter Form — etwa auf einer Plastin- oder Plastin- + Nukleolarsubstanzunterlage. (Hertwig 1912). Denn bei dauernd mit der 2 mm-Immersion kontrolliertem Verdauungsversuch blieben keine Spuren der Chromosomen zurück.“ (S. 81.) Dieses wichtige Ergebnis steht in erfreulichem Einklang mit den neuesten Publikationen von Zacharias (1910) und Stauffacher (1911). Nach letzterem Autor wurde „im Kern des ausgewachsenen Anodontaeies kein Nuklein mit Sicherheit gefunden, während es im Kern der Ureier leicht und in relativ bedeutender Menge nachgewiesen werden konnte.“

Wir dürfen nach dem Mitgeteilten wohl mit Recht den Standpunkt vertreten, daß nicht der geringste Beweis für die Beteiligung der Nukleinsäureverbindungen am Aufbau der lebenden Substanz, oder besser, der vererbbaren Struktur des Zellkernes erbracht ist, daß aber die Wahrscheinlichkeit dafür sehr groß ist, daß die Nukleinsäureverbindungen ergastische Substanzen sind.

Alles Gesagte spricht also schon dafür, daß alle Eiweißkörper ergastische Substanzen sind. Und nun weiter!

Nehmen Eiweißkörper am Aufbau der lebenden Substanz teil, so würde man erwarten können, daß die Tötung der Protoplasten in ähnlicher Weise von der Temperatur abhängig wäre wie die Koagulation der Eiweißkörper. Das ist aber nicht der Fall. Ich erwähne nur, daß von Wasser durchtränkte Sporen von Bacillus subtilis bei 80 Grad 75 Stunden, bei 100 Grad 3 Stunden, bei 110 Grad über eine halbe Stunde leben (Arthur Meyer 1906).

Man könnte die Tatsache, daß die Gleichheit, Ähnlichkeit und Verschiedenheit der in den Spezies enthaltenen Eiweißkörper bei serologischen Untersuchungen den Grad der morphologischen Verwandtschaft der Spezies bis zu einem gewissen Grade wiederspiegelt, wie es die Untersuchungen von Uhlenhuth, Wassermann, Stern,

Kowarski, Gohlke (1913), Metz und Preuss (1913), Metz und Gohlke usw. gezeigt haben, als Beweis dafür betrachten, daß die Eiweißkörper die lebende Substanz aufbauen. Man findet hier jedoch, daß die sicher ergastischen Eiweißstoffe ergastischer Gebilde, wie das Eiweiß der Aleuronkörner der Samen (Metz) ganz denselben verwandtschafts-diagnostischen Wert haben wie andere Eiweißkörper der Zellen, daß die Eiweißkörper also sicher nicht in der lebenden Substanz sitzen müssen, um so zu wirken.

Wir wissen ja auch schon aus den Untersuchungen von Osborne, daß die Zahl der untereinander chemisch verschiedenen Samenproteine fast unendlich sein muß (Osborne 1910, S. 62) und daß die chemische Untersuchung der Samen zeigt, daß die Samen nahe verwandter Spezies zwar immer etwas, aber immer nur wenig voneinander unterschiedene Eiweißkörper in ihren Aleuronkörnern enthalten, während systematisch sich fernstehende Arten voneinander sehr verschiedene Eiweißkörper liefern. Ja, wir wissen schon lange, daß dieselben Verhältnisse auch für die Kohlehydrate und wohl auch für die Fette gelten.

Es spricht also nichts dafür, daß die Eiweißkörper als Bausteine der lebenden Substanz auftreten können. Dagegen wissen wir sicher, daß sie in den Zellen in Form von ergastischen Reservestoffgebilden vorkommen. Dies Vorkommen lehrt uns auch, daß die Speicherung von Eiweißkörpern eine besonders vorteilhafte Art der Speicherung von Atomkomplexen sein muß, welche die Zelle zu ihrer Ernährung braucht. Denn die Pflanze bedarf ja der Eiweißkörper nicht direkt zu ihrer Ernährung, da ihre Zellen imstande sind, jederzeit aus organischen Stickstoff-, Schwefelverbindungen und Kohlehydraten Eiweiß aufzubauen.

Es ist auch sehr wahrscheinlich, daß die Pflanze niemals ganze Eiweißmoleküle zum Aufbau der lebenden Substanz benutzt. Jedenfalls zerspaltet sie die Moleküle des Sameneiweißes bei der Keimung der Samen stets sehr weitgehend, viel weitgehender als es zum Zweck der Wanderung derselben nötig ist, wenn sie Verwendung finden sollen. Auch hat es sich gezeigt, daß die Eiweißkörper als Nährstoffe für die höheren Tiere vollständig durch Gemische von Aminosäuren zu ersetzen sind (Abderhalden 1912).

Nach dieser Erfahrung über die Bedeutung der Eiweißkörper als Reservestoffe der Zelle liegt es nahe, anzunehmen, daß sie überall, wo sie in der Zelle angetroffen werden, die gleiche Rolle spielen. Da das Eiweiß ein praktischer und mehr noch als Kohlehydrate und Fette für den Betrieb der Zelle notwendiger Reservestoff ist, so ist seine Anwesenheit in der lebenden Substanz schon dadurch durchaus verständlich.

Man könnte gegen diese Auffassung noch einwenden, daß die Tatsache des Vorkommens der Eiweißkörper in ausgehungerten Geweben noch nach dem Tode für eine direkte Beteiligung der Eiweißkörper am Aufbau der lebenden Substanz spräche. Aber auch dieser mögliche Einwand wäre nicht stichhaltig. Bei unseren Untersuchungen über die Atmung abgeschnittener Laubblätter (Deleano 1912) hat es sich gezeigt, daß durch den Atmungsprozeß zuerst die Kohlehydrate verzehrt werden, daß erst bei Mangel an

diesen die Eiweißkörper für den Energiegewinn herbeigezogen werden, da die Eiweißkörper die letzten Reserven sind, welche angegriffen werden, so ist es selbstverständlich, daß einzelne Zellen der Gewebe aus Mangel an Reserven zugrunde gehen und den Tod der Gewebe bedingen, ehe alles Eiweiß der Gewebe aufgezehrt ist.

Auf Grund meiner Ansicht von der rein ergastischen Natur des in der optisch homogenen Organsubstanz vorkommenden Eiweißes, habe ich (1917b und 1918a) den Versuch gemacht, letzteres aus den Chloroplasten herauszunehmen und es ihnen dann wieder zuzuführen. 1918a, S. 104 habe ich die Versuche beschrieben. Bei einem der Versuche wurde z. B. ein Blatt von Tropaeolum, dessen Chloroplasten einen Durchmesser von 5,4 μ besaßen und eine starke Eiweißreaktion gaben, 5 Tage verdunkelt. In dieser Zeit wurde so viel Eiweiß durch Auswanderung und Atmung aus den Chloroplasten herausgenommen, daß diese einen Durchmesser von 3,6 μ und eine bedeutend geringere Eiweißreaktion zeigten als vorher. Wurde das Blatt nun wieder 12 Stunden beleuchtet, so wurde in den Chloroplasten wieder Eiweiß gespeichert, ihr Durchmesser wuchs wieder auf 4,7 μ und die Eiweißreaktion nahm wieder zu. Die Fig. 155 zeigt zwei Palisadenzellen, welche von einem ähnlichen Versuch stammen.

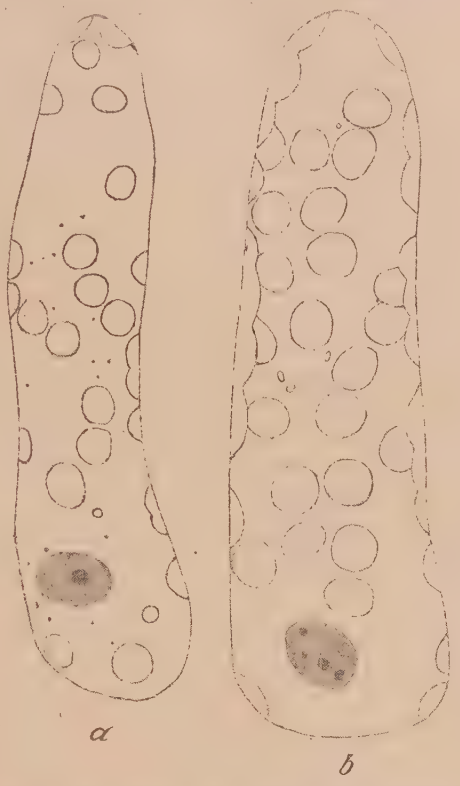


Fig. 155. Skizzen der Umrisse von Palisadenzellen mit Trophoplasten nach Osmiumsäurezusatz zu lebenden Zellen. Der Kern ist nach Zusatz von Jodjodkalium aus einer anderen Zelle eingezeichnet. *a*) Nach 5tägiger Verdunkelung des Blattes 2 der Pflanze VI am 9. August gezeichnet (das Blatt hatte vor dem Zeichnen zur Zerstreuung der Trophoplasten einige Stunden im Tageslicht gestanden). *b*) Gezeichnet, nachdem dasselbe Blatt 2 Wochen beleuchtet worden war. Objektiv $^1/_{12}$, Ölimmersion, Okular 4. Vergr. 1300.

Nach alledem können wir sagen: Wenn chemische Individuen, welche wir in der optisch homogenen Organsubstanz gelöst finden, solche sind, welche uns als Bestandteile ergastischer Gebilde bekannt sind, so haben sie im Organ keine anderen Eigenschaften als in den ergastischen Gebilden und dürfen deshalb als ergastische Organstoffe bezeichnet werden.

Die ergastischen Organstoffe spielen, obgleich sie einen großen Teil der Trockensubstanz der Organsubstanz bilden mögen, in der

Zellmaschine doch eine zweite Rolle. Sie sind teilweise sehr wichtig für den Betrieb der Zellmaschine, beteiligen sich aber nicht wesentlich am Aufbau der Struktur, in welcher das Wesen der Spezies festgehalten wird. Kohlehydrate, Fette, und Eiweißstoffe z. B. sind bei höheren Organismen hauptsächlich die Quelle der Betriebsenergie, werden auch für den Zellbetrieb noch anderweitige Bedeutung haben können. So z. B. könnte Fett zur Veränderung der Durchlässigkeit des peripheren Zytoplasmas, könnten die Eiweißkörper zur Erhöhung der Viskosität der Organe des Protoplasten dienen.

5. Der amikroskopische Bau des Zytoplasmas und der Begriff des Vitüls.

Wir rufen uns an der Hand unseres Schemas (Fig. 156) zuerst in das Gedächtnis zurück, daß die Grundmasse, das Dispersionsmittel aller Organe und ergastischen Gebilde, das Zytoplasma (*Z*) ist.

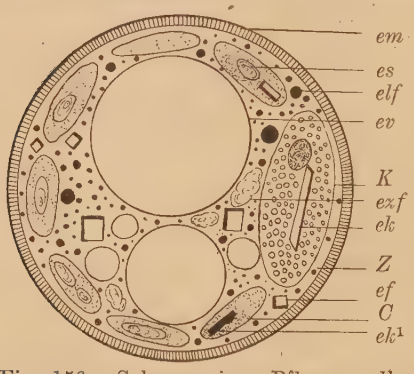


Fig. 156. Schema einer Pflanzenzelle. *Z* Zytoplasma. *K* Zellkern. *C* Chromatophor. *em, es, elf, ev, exf, ek, ef, ek*¹ ergastische Gebilde verschiedener Art.

Das Zytoplasma, die Chromatophoren und, wie wir später sehen werden, im wesentlichen die Grundsubstanzen des Kernes, bestehen aus einer optisch leeren, flüssigen, kolloidalen, wässerigen Lösung.

Der ganze Protoplast ist eine Maschine, welche weit über die Eigenschaften einer mechanischen Maschine hinausgehende Eigenschaften besitzt.

Der Protoplast muß eine höchst kompliziert gebaute Maschine sein. Dafür spricht die ungemein mannigfaltige Reaktionsfähigkeit des Protoplasten gegen äußere Agentien, die ungemein mannigfaltigen und feinen Auslösungsvorgänge, die wir am Protoplasten beobachten, Mannigfaltigkeiten, die nur derjenige richtig einzuschätzen vermag, welcher mit der Physiologie und Psychologie der Lebewesen genau vertraut ist. Die Kompliziertheit des Baues der Maschine wird auch dadurch erwiesen, daß jede Eizelle der Millionen von Organismenspezies sich zu einem besonderen, von allen anderen Spezies abweichend gebauten Individuum entwickelt, so daß ungeheuer mannigfaltige Veränderungsmöglichkeiten im Bau der Zellmaschine vorhanden sein müssen. Die komplizierte Struktur dieser Maschine besitzt einen festgefügten und beständigen Bau, so lange sie sich in den ihren Gang ermöglichenden äußeren Verhältnissen befindet, der Bau ist so fest, daß ein bestimmter Protoplast seine Arbeitsfähigkeit Millionen von Jahren erhält.

Die komplizierte und beständige Struktur der Maschine bleibt auch bei der morphologisch so komplizierten Teilung erhalten. Die Maschinenstruktur ist also derartig, daß die Maschine teilbar ist oder sie könnte auch so konstruiert sein, daß unter ihrem

Einfluß neue Maschinenstruktur heranwüchse und in die Teilprodukte übergingen. Das heißt, die Struktur ist vererbbar.

Da der Protoplast aus physiologisch homogenen Flüssigkeiten besteht, von denen man Stücke ohne Schädigung der Maschine abtrennen kann, deren Teilstücke sogar leistungsfähig sind, so kann die Maschinenstruktur nicht ein zusammenhängendes System sein, welches den ganzen Protoplast einnimmt, es muß vielmehr die Maschinenstruktur, durch welche die Leistung des Protoplasten zustande kommt, in jedem der groben Maschinenteile, im Zytoplasma, Zellkern, eventuell auch Trophoplasten, mehrfach vorhanden sein. Die Gebilde, welche die vererbbare Maschinenstruktur besitzen, und in einem einkernigen Protoplasten mehrfach vorhanden sind, wollen wir Vitüle nennen.

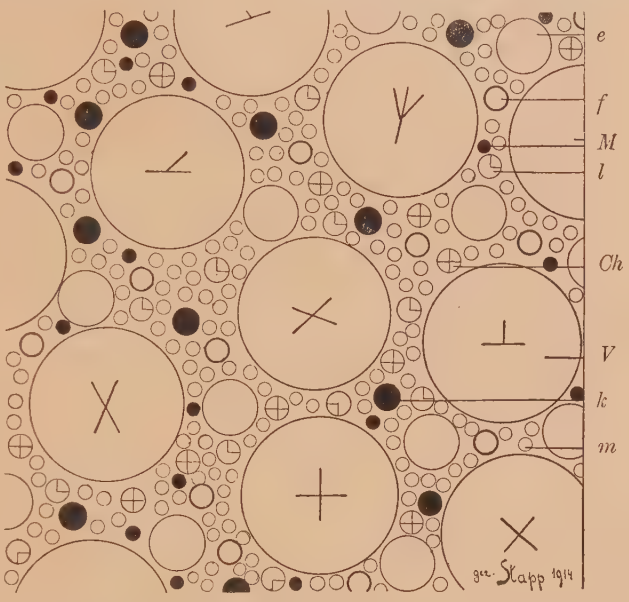


Fig. 157. Schema der amikroskopischen Struktur des Zytoplasmas. *V* Vitüle, *M* Moleküle des Wassers, *f* des Fettes, *k* der Kohlehydrate, *Ch* des Cholesterins, *l* des Lezithins, *e* der dispersen Teilchen der kolloiden Proteinstoffe und anderer Lyosole, *m* verschiedenster Stoffe.

In allen Organen des Protoplasten sind also neben den Teilchen der ergastischen Stoffe und mit diesen untermischt auch Vitüle gelöst. Da die Organe verschiedenes leisten, z. B. nur der Trophoplast die Assimilation des Kohlenstoffes, so müssen wir für jedes Organ besonders gebaute Vitüle annehmen und unterscheiden demnach Zytoplasmavitüle, Kernvitüle, Trophoplastenvitüle.

Fig. 157 soll die amikroskopische Struktur des von ergastischen Gebilden freien Zytoplasmas versinnbildlichen. Die Größenverhältnisse der Kreise sind bedeutungslos, ebenso sagt selbstverständlich die Kreisform nichts über die Gestalt der dispersen Teile aus, die Zeichen in den Vitülen sollen bedeuten, daß die Vitüle je nach ihrer Lage im Zytoplasma etwas, wenn auch nur äußerst wenig, verschieden sein werden. Sie werden trotz ihrer unter gegebenen Bedingungen eindeutig bestimmten Struktur, die sie mit den Molekülen vergleichbar macht, doch durch Änderungen in der Beschaffenheit ihrer Umgebung etwas beeinflußbar sein.

Die in dem Schema angedeuteten ergastischen Organstoffe beteiligen sich sicher auch an den Leistungen des Zytoplasmas, sie

reagieren aufeinander und verursachen ein Spiel chemischer Vorgänge, welches für die Leistung der Maschine bedeutungsvoll ist, sie treten auch in Beziehung zu den Vitülen und sind für deren Arbeit nötig, aber für viele Leistungen des Protoplasten sind sie bedeutungslos.

Die Vitüle müssen ungemein kleine Gebilde sein.

Wenn wir annehmen wollen, daß sie genau das Lichtbrechungsvermögen der Lösung der ergastischen Stoffe des Zytoplasmas besäßen, und daß ihre Umwandlungsprodukte im toten Zytoplasma durch Farbstoffe nicht sichtbar gemacht werden könnten, so müssen sie amikroskopisch klein sein. Auch eine andere Überlegung spricht für ihre Kleinheit. Die Trockensubstanz einer kleinsten Bakterienzelle wiegt (wir benutzen der Einfachheit halber die von Errera [1906b] angegebenen Zahlen) ungefähr 0,000 000 000 00027 $= 2{,}7 \cdot 10^{-13}$ mg. Davon würden wir doch mindestens drei Viertel auf die ergastische Substanz rechnen müssen, so daß für die Vitüle $6{,}75 \cdot 10^{-14}$ mg bleiben. Nehmen wir nur 10 Vitüle im Protoplasten an, so wiegt ein Vitül $6{,}75 \cdot 10^{-15}$ mg. Das Gewicht eines Moleküls des Hundehämoglobins, eines Eiweißkörpers, würde $1{,}4 \cdot 10^{-17}$ mg betragen. Wenn wir den Durchmesser des Zellkernes von Pseudomonas olivae, welcher 0,04 μ beträgt (siehe Arth. Meyer 1912, S. 33), unserer Berechnung zugrunde legen würden, so würden wir zu noch überzeugenderen Zahlen gelangen.

Die so kleinen Vitüle müssen aber ungemein kompliziert gebaut sein, denn wir müssen sie ja für die ungemein feinen Reaktionen des Protoplasten und für deren Vererbbarkeit zuerst verantwortlich machen. Sie können also nicht aus Molekülen oder Atomen der chemischen Substanzen aufgebaut sein, da von diesen viel zu wenig in ein Vitül hineingingen.

Die Mionenhypothese.

Bis hierher haben uns einfache Überlegungen geführt, die sich auf feststehende Tatsachen stützen, bis hierher haben unsere Darlegungen kaum etwas hypothetisches an sich. Nun aber müssen wir eine naturwissenschaftlich-metaphysische Annahme machen, um eine unsere weiteren Forschungen über den amikroskopischen Bau des Protoplasten leitende Theorie zu schaffen.

Ich möchte dabei möglichst auf dem Boden der naturwissenschaftlichen Hypothesenbildung bleiben. Ich nehme als die kleinsten Raum erfüllenden Realitäten, die zum Aufbau der in sich geschlossenen Systeme, welche ich Vitüle nenne, dienen, diesen ähnliche, nur viel kleinere Gebilde an, wie die Elektronen und nenne sie Mionen. Die Masse eines Elektron ist 2000mal kleiner als die eines Wasserstoffatomes, ein Mion müßte wohl mehr als 2000mal weniger Masse besitzen als ein Elektron, wenn die Mionen zum Aufbau eines so komplizierten Systemes brauchbar sein sollen, wie das Vitül es sein muß.

Ähnlich wie ein Molekül als ein System von in Bewegung begriffenen Elektronen aufgefaßt werden darf, so können wir ein solches System, wie das Vitül, welches selbst bei der Pflanze im-

stande ist, Bewegungen, die durch in einem bestimmten Zeitintervall wiederholt einwirkende Reizursachen veranlaßt wurden, genau nach demselben Zeitintervall, auch ohne Reizursache zu wiederholen (siehe z. B. Pfeffer [1907] und Arth. Meyer und Deleano [1911]), auch nur als ein sehr kompliziertes, bewegtes System von Mionen betrachten.

Die Mionen sind auch vielleicht die Ursache von Energieformen, welche die Physik noch nicht untersucht hat, Energieformen, welche die Eigenartigkeit der Lebenserscheinungen mit hervorrufen.

Solche Energieformen sind auch schon von einigen Forschern angenommen worden. So spricht Ostwald (1902, S. 145 und 1902a, S. 372 - 411) von einer solchen Energieform, welche er „Nervenenergie" nennt und die er aus chemischer Energie entstanden denkt.

Mares (1902, S. 332) spricht von „physiologischer Energie" und meint auch, daß sie aus chemischer durch Umwandlung entstände. Am eingehendsten hat sich Moore (1906; referiert von Botazzi 1911, S. 265) über die „biotic energy" ausgesprochen, der auch an eine „psychische Energie" denkt. Die lebende Substanz bezeichnet er als besonderen Energieumwandler, und meint in voller Übereinstimmung mit dem, was ich später über die wissenschaftliche Erforschung der Vitüle sagen werde, daß der Biologe an das Studium der „Lebensenergie" in ganz derselben Weise herantreten müsse, wie der Physiker und Chemiker an das Studium anderer Energieformen, „nämlich, indem er andere Energieformen auf die Zelle einwirken läßt und die Reaktion auf diese Behandlung studiert. Denn Experimente an irgendeiner Energieform bestehen darin, daß man die Reaktionen zwischen ihr und anderen Formen beobachtet, indem man die Beschaffenheit des Umwandlers und der etwa bei ihm eintretenden Veränderungen studiert."

Da eine Zelle ins Ungeheure wachsen kann, so ist es selbstverständlich, daß ihr immerfort Mionen zufließen müssen. Diese Mionen können nur durch Zertrümmerung von Atomen gewonnen werden, zu welcher dem Protoplasten Energie, die durch Atmungsprozesse frei wird, zur Verfügung steht.

Welche Moleküle und Atome zur Zertrümmerung benutzt werden, kann man fragen. Vielleicht können alle Atome der zum Leben des Protoplasten absolut nötigen Elemente benutzt werden, und vielleicht hängt die auffallende Tatsache, daß diese alle ein niedriges Atomgewicht besitzen, damit zusammen. Sie alle gehören in die 3 ersten Perioden des periodischen Systems:

0	I	II	III
H = 1	C = 12	Mg = 24	K = 39
	N = 14	P = 31	Fe = 56
	Q = 16	S = 32	

Da man annehmen muß, daß die Mionen nur innerhalb der lebenden Zelle existenzfähig sind, und beim Absterben des Protoplasten in den Zustand der in der toten Natur beständigen raumerfüllenden kleinsten Realitäten übergehen, so werden sich also

aus den Bruchstücken der Vitüle chemische Substanzen bilden, welche wir bei der chemischen Untersuchung des Protoplasten finden werden. Solche aus Bestandteilen der Vitüle entstandenen chemischen Substanzen wollen wir vitülogene Stoffe nennen.

Bei dem Prozeß der Entstehung von vitülogenen Stoffen aus Vitülen muß nun Energie frei werden, die wahrscheinlich in Form von Wärme auftreten wird. Bei geschickter Versuchsanstellung müßte sich dann eine Temperatursteigerung der sterbenden Protoplasten nachweisen lassen.

Die Wärmetönung des Absterbens hat besonders O. Meyerhof (1912) untersucht, welcher mit folgenden Worten (1913, S. 13) über die Resultate seiner Versuche referiert:

„Eine dichte Suspension stark atmender roter Vogelblutzellen wurde in einem Kalorimeter durch Eintragen in eine Akroleinlösung momentan getötet. Bei diesem Vorgange trat keine feststellbare Temperaturveränderung ein. Der Tod hat also keine meßbare Wärmetönung, und wenn beim Tode „lebende Moleküle zerfallen" sollten, so geht dieser Zerfall ohne Energieveränderung vonstatten. Natürlich gilt jedes Resultat nur in den Grenzen der Meßgenauigkeit. Diese betrug hier 0,005 ° C oder 1,5 Grammkalorien für eine Zellmenge, die etwa 12 g Eiweiß enthielt. Hiervon entfällt nach Usui etwa $^1/_8$ auf die Stromata, in denen die Atmungsprozesse stattfinden, und die man im engeren Sinne als „lebendes Eiweiß" ansprechen kann. 1,5 g Eiweiß ergeben eine Verbrennungswärme von 8000 Grammkalorien. Da nun beim Tode keine 1,5 Grammkalorien frei wurden, kann also der chemische Energieinhalt des lebenden Eiweißes nicht um $^1/_{5000}$ mehr als der des toten betragen."

Beziehen wir das, was der Autor über „lebendes Eiweiß" sagt, auf Vitüle, so müssen wir festhalten, daß dem Gehalt von 1,5 g Eiweiß ein viel kleineres Gewicht für Vitüle entsprechen würde, und daß der Energiegehalt der Vitüle gegenüber den vitülogenen Substanzen voraussichtlich nicht sehr bedeutend ist. Die zu erwartende Wärmebildung würde demnach in dem Versuch nicht meßbar gewesen sein.

Auch für die Energiespeicherung bei der Bildung der Mionen ergab sich bei einem ähnlichen Versuch Meyerhof's kein Anhaltspunkt. Er (1911) arbeitete mit befruchteten Seeigeleiern und referiert (1913, S. 11) über seinen Versuch folgendermaßen:

„Ich habe diese Frage vor einigen Jahren direkt geprüft bei einem Ei mit rascher Entwicklung, bei dem die protoplasmatischen Vorgänge ganz im Vordergrund stehen, das sich ohne Aufnahme von Nahrung durch äquale Zellfurchungen entwickelt, am befruchteten Seeigelei. Bestimmt man bei einer Zelle den in der Atmung stattfindenden Sauerstoffverbrauch und gleichzeitig die Wärmeproduktion, so kommt man zu einer Größe, die die pro mg Sauerstoff gebildeten Grammkalorien angibt und die zweckmäßig als „kalorischer Quotient der Sauerstoffatmung" bezeichnet wird. Während dieser kalorische Quotient des Sauerstoffs nach bekannten Messungen von Pflüger, Rubner u. Zuntz für Verbrennung von Nahrungsfett 3,3, für Eiweiß 3,2, für Kohlehydrate 3,5 beträgt, war er beim Seeigelei — nach einer notwendigen Korrektur für die Bindung der Kohlensäure im Seewasser — deutlich kleiner, etwa 2,7. Wie ist dieser Quotient nun bei dem Ei, das sich nicht teilt? Für diesen Versuch ließ sich eine Feststellung von Otto Warburg nutzbar machen, der gefunden hatte, daß durch Narkose der befruchteten Seeigeleier mit verdünntem Phenylurethan (etwa 0,008 Proz.) die Zellteilung vollständig sistiert wird, während die Atmung nur unwesentlich herabgesetzt ist. Wenn der kleine kalorische Quotient des Sauerstoffs einen Übergang chemischer Energie in Strukturenergie bei der Zellbildung anzeigte, so mußte jetzt bei aufgehobenem Wachstum ein höherer Wert gefunden werden. Dieses Experiment ergab jedoch, daß bei gehemmtem Wachstum und annähernd gleicher absoluter Atmungsgröße der kalorische Quotient genau gleich war dem der wachsenden Zelle. Und ein gleiches Resultat wurde er-

halten, als frisch befruchtete, noch ungefurchte Eier mit weitgefurchten verglichen wurden, bei denen sich in gleicher Zeit beispielsweise 100 mal soviel Zellen neubilden wie zu Beginn der Furchung. Ob sich in einem Zeitraum 100 Zellen, 1 Zelle oder gar keine Zelle bildet, die auf die Einheit des veratmeten Sauerstoffs gebildeten Wärme ist stets genau die gleiche."

Abgesehen von anderen Einwänden, die man wegen der Deutung der Versuchsresultate machen könnte (siehe auch 1912, S. 12), ist es auch hier sehr wahrscheinlich, daß der zu erwartende höhere Wert des kalorischen Quotienten noch in den Bereich der Fehlergrenzen fiel. Er arbeitete mit einem Eierquantum, welches nur 200 mg N enthielt, also höchtens 1,2 g Eiweiß, das meistens von ergastischen Gebilden stammt.

Es wäre erwünscht, daß der von Meyerhof mit Vogelblutkörperchen angestellte Versuch mit einer größeren Menge von Zellen, die von ergastischen Gebilden möglichst frei sind und so auf die Gewichtseinheit möglichst viele Vitüle enthalten, z. B. mit Seeigelsperma, unter Berücksichtigung der Kleinheit der zu erwartenden Erwärmung nochmals angestellt würde. Vielleicht ließe sich doch ein mit unserer Hypothese stimmendes Resultat erlangen. Aber auch darauf müssen wir gefaßt sein, daß die bei der Bildung von vitülogenen Stoffen frei werdende Energie nicht als Wärme, sondern in irgendeiner anderen Form, z. B. als Elektrizität, auftritt.

Vitülogene Stoffe müssen beim Absterben einer Zelle stets gebildet werden. Sie liegen dann mit den ergastischen Stoffen der ergastischen Gebilde und ergastischen Organstoffen gemischt in der toten Zelle.

Stirbt eine Zelle, die in einem lebenden Gewebe liegt, so entfernt dieses, wenn der tote Protoplast für den Betrieb störend wirkt, alle ergastischen und vitülogenen Stoffe.

Fig. 158. Skizze einer Palisadenzelle eines dunkelgrünen Blattes von Tropaeolum majus mit Kern, Chloroplasten, Allinanten.

Nur dort, wo die Pflanze aus einer absterbenden Zelle alle für sie weiter verwendungsfähigen Stoffe herausnimmt und dann die tote Zelle abstößt, so daß der Rest des Protoplasten nicht störend wirken kann, darf man auf das Zurückbleiben derjenigen Stoffe in der Zelle rechnen, welche die Pflanze nicht mehr verwenden kann, der Abfallstoffe, und, wie ich annehme, der zellfremden vitülogenen Substanzen.

So verhält es sich nun bei den Palisadenzellen der absterbenden Laubblätter, bei welchen ich (1917b und 1918a) den Vorgang der Lösung der ergastischen Stoffe und das Zurückbleiben der vitülogenen Substanzen und der Abfallstoffe genau verfolgt habe.

Nach dem Auswandern der für die Pflanze verwendbaren Substanzen und dem darauf erfolgenden Absterben des Protoplasten bleibt von dem Kern ein verhältnismäßig großer Rest; von

den Chloroplasten bleiben Reste, deren Gesamtvolumen weniger beträgt als das Volumen des Kernrestes. Von dem sehr dünnen Plasmabelag finden sich nur wenige Reste, die so groß sind, daß sie mikroskopisch sichtbar sind, das übrige ist amikroskopisch geworden.

Fig. 159. Palisadenzelle aus einem gelben Blatt, welches zu welken beginnt. *a* Umriß einer in Wasser liegenden Zelle, mit Kernrest (vorderster Umriß unten links) und gelben Tropfen (alle übrigen Umrisse). *b* Umriß derselben Zelle, nachdem die Tropfen durch Zusatz von absolutem Alkohol gelöst sind. Unten vorn der Umriß des kontrahierten Kernes, die übrigen Umrisse stammen hauptsächlich von Resten der Trophoplasten. $^1/_{12}$ Ölimmersion Zeiß, Okular 4. Vergr. 1300.

Diese Verhältnisse werden für Tropaeolum durch die Figuren 158, 159, 160, 161 illustriert. Die „gelben Tropfen" der Fig. 159 sind Ante von Abfallstoffen.

Besonders vom Standpunkt der Mionenhypothese wäre es zu begrüßen, wenn die vitülogenen Reste der Palisadenzellen einer chemischen Untersuchung unterworfen würden. Nach ihrer mikrochemischen Reaktion sind sie keine Eiweißkörper.

Zum Schluß möchte ich noch über die erste Bildung der Mionen die Meinung aussprechen, daß sie zur Zeit der ersten Anfänge der Protoplastenbildung auf der Erde frei vorhanden gewesen seien, am Aufbau der ersten Protoplastenkeime teilgenommen hätten und sich in den Organen des Protoplasten bis heute erhalten hätten.

Und nun will ich dazu übergehen, über die Mionentheorie als Arbeitstheorie noch einiges zu sagen.

Man könnte versuchen, die unsichtbare Konstitution der Vitüle auf ähnliche Weise zu erforschen und zu versinnbildlichen wie die der Moleküle.

Die Strukturformel einer bestimmten Art von Molekülen ist ja nichts weiter als ein scharfsinniges Abbild der beobachteten Eigenschaften des chemischen Individuums, welches die betreffenden Moleküle zusammensetzen. Das mag in groben Zügen gezeigt werden, um so besser verständlich zu machen, was ich unter Erforschung der Konstitution der Vitüle verstehe.

Die Grundlage für die Konstitutionsformel liefert der Begriff des Atoms der Elemente. Er basiert auf Erfahrungen, die man bei Analysen und Synthesen machte. Man kam bei Zerlegung unzähliger Verbindungen auf Stoffe, welche durch kein analytisches Mittel zerlegbar waren — diese nannte man Elemente. Weiter beruht

der Begriff des Atoms auf einem großen Komplex von Erfahrungen. Das ist zuerst der Erfahrungssatz, daß es für jedes Element eine unveränderliche Zahl gibt, welche anzeigt, in welchem Gewichtsverhältnis das Element in chemische Verbindungen eintritt = das Verbindungsgewicht. Dann die Erfahrung, daß die Gewichtsmengen der Elemente in einer chemischen Verbindung entweder im Verhältnis der Verbindungsgewichte oder ganzer Multipla davon stehen. Dazu kommen andere Erfahrungssätze: Kristallographisch äquivalente Mengen zweier Elemente verhalten sich wie die Atomgewichte. Spezifische Wärme + Atomgewicht ist eine konstante Größe usw. Endlich als Hauptgrund für die Notwendigkeit des Begriffes „Atomgewicht“: Nur mit Hilfe der Atomgewichte läßt sich der tiefere Zusammenhang (genetischer Art) zwischen den verschiedenen Elementen erkennen.

Fig. 160. Kerne aus der Palisadenzelle von Tropaeolum mit Benda fixiert und nach HEIDENHAIN gefärbt. Kompens. Okular 12, Apochr. num. Apert. 1,3. Vergr. 2600.

Unter Atomen eines Elementes versteht man nun untereinander gleiche Massenteilchen der Elemente, und zwar Massenteilchen mit Eigenschaften solcher Art, daß man daraus die eben genannten, aus der Erfahrung an den Elementen hergeleiteten Sätze erklären kann. Die Zeichen für die Atome der Elemente: H, C, O usw. drücken also in diesem Sinn die an Wasserstoff, Kohlenstoff, Sauerstoff usw. gemachten Erfahrungen aus, sind Symbole für diese Erfahrungen.

In der Formel einer Verbindung steckt dann ferner die Erfahrung über die Wertigkeit der Atome. Man hat gefunden, daß es Elemente gibt, von denen sich immer ein Atom mit einem Atom des anderen verbindet, so H, K usw. Man nennt sie einwertig.

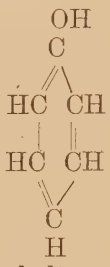
Fig. 161. Mit Benda fixiert, mit Eisenhämatoxylin gefärbt. Aus den Palisadenzellen eines hellgelben Blattes. *a* Kerne, *b* Chromatophoren. Apochrom. 2 mm, Apert. 1,3, Komp.-Okul. 12. Vergr. 2600.

Ihnen stehen andere Elemente gegenüber, deren Atome sich mit 2 oder mehreren der einwertigen Elemente verbinden können, zwei- oder mehrwertige Elemente. Man weiß über das Wesen der Wertigkeit nichts, macht aber die fruchtbringende Annahme, daß die chemische Kraft der Atome nicht gleichmäßig nach allen Richtungen des Raumes wirkt, sondern daß die Affinitäten vorzugsweise in gewissen Richtungen wirksam sind, deren Zahl der Wertigkeit der Atome entspricht. Mittels der mit reichem Erfahrungsinhalt versehenen Symbole der Elemente und der Vorstellung von der Wertigkeit der Atome kann man für das Molekül einer Verbindung eine Flächenformel aufstellen, in welcher man eine große Reihe von Erfahrungen über das Verhalten dieser Verbindung gegen physikalische Kräfte, bei seiner Entstehung aus den Elementen, bei seiner Spaltung und bei seinen Reaktionen mit anderen Molekülen ausdrücken kann.

Diese Konstitutionsformel ist eine schematische Darstellung der an dieser Verbindung gewonnenen chemischen Erfahrungen. Wie groß ihr Wahrscheinlichkeitsinhalt bezüglich der Anordnung der Atome im Molekül ist, wissen wir nicht.

Die Formel spiegelt das Verhalten des Stoffes bei den Versuchen wieder, welche man mit ihm angestellt hat, und es ist danach der Erfahrungsinhalt einer solchen Formel groß.

Betrachten wir z. B. die Konstitutionsformel des Phenols in dieser Beziehung, so können wir unter anderem folgendes aus ihr herauslesen.



Das Phenol enthält in 100 Teilen 76,6 C — 6,4 H — 17,6 O.

Sein Molekül enthält nur 6 Atome C, 6 Atome H und ein Atom O. Ein Atom des H verhält sich anders als die übrigen 5; so kann es z. B. nicht durch Halogen ersetzt werden, wie die übrigen, wohl aber durch stark positive Metalle usw. Wenn von den Wasserstoffatomen, die unmittelbar am C sitzen, eines durch Halogen ersetzt wird, so entsteht dann Monohalogenphenol. Daraus, daß die H-Atome drei verschiedene Stellungen zu dem HO einnehmen (H=2, =3, =4), kann man ersehen, daß drei verschiedene Monoderivate möglich sind. Die doppelten Bindungen zeigen an, daß das Phenol additionsfähig ist, daß 2, 4, 6 Atome addiert werden können. Die Formel zeigt auch, daß das Phenol ein tertiärer Alkohol ist, daher einer einfachen Oxydation nicht fähig ist.

Da die Flächenformel im allgemeinen nicht die Möglichkeit bietet, eine Reihe von „abnormen“ Isomeriefällen darzustellen, ging man dazu über, Raumformeln zu bilden, welche auch für diese Fälle ein wertvolles Bild geben und eine weitere Reihe von Tatsachen spiegeln. Man ging dabei von der Vorstellung aus, daß die vier Valenzen am C-Atom so angeordnet seien wie die Ecken eines Tetraeders.

Ein ähnliches Bild, wie das des Baues der Moleküle, müßte sich nun auch von dem Bau der Vitüle erfinden lassen auf Grundlage der Eigenschaften der Organe, denen die Vitüle angehören, mit Berücksichtigung der Wirkung der ergastischen Stoffe.

Selbstverständlich stellen sich uns hierbei ungemein große Schwierigkeiten gegenüber. Wir können ja die Vitüle nicht isolieren, da sie außerhalb der Zelle nicht beständig sind. Wir können nur die Eigenschaften des ganzen Protoplasten beobachten und dann durch Experimente ergründen, welche Äußerungen der Zelle durch das einzelne Organ ganz oder teilweise verursacht sind oder durch das Zusammenwirken mehrerer Organe zustande kommen. Ebenso können wir festzustellen versuchen, was die ergastischen Stoffe leisten, damit wir diese Leistungen nicht den Organen zuschreiben. Freilich müssen wir berücksichtigen, daß auch Leistungen

der Zelle durch das Zusammenwirken von ergastischen Stoffen und Vitülen zustande kommen können. So können wir durch sorgfältige Experimente und Schlüsse die Eigenschaften der einzelnen Organe vielleicht erforschen und die Erscheinungen, welche durch die einzelnen Organe veranlaßt sind, daraufhin prüfen, welche Veränderungen sie durch Kräfte und Stoffe erleiden, die wir auf die Organe wirken lassen.

Diese Betrachtung wird wohl die Schwierigkeiten, welche der Feststellung der Eigenschaften der Vitüle entgegentreten, erläutert und gezeigt haben, daß ein ungeheurer Unterschied besteht zwischen den Methoden, mit denen die Chemie arbeiten kann und denen, mit denen wir zu arbeiten gezwungen sind, wenn wir den Bau der Vitüle erforschen wollen.

Schon aus der Angabe des Weges, durch den wir zur Kenntnis der Eigenschaften der Vitüle gelangen wollen, geht hervor, daß die Vitülhypothese, wie groß oder klein ihr Wahrscheinlichkeitswert auch sein mag, nicht ohne einen heuristischen Wert ist. Sie fordert die Erforschung der rein chemischen Vorgänge in der Zelle, die Erforschung aller Vorgänge, welche anders verlaufen, als wir nach den uns bekannten Regeln der Chemie erwarten können. Sie fordert, daß wir auf die Verbindungen achten, welche in der toten Zelle, nicht aber in ergastischen Gebilden der Zellen gefunden werden, denn sie können als solche angesprochen werden, die aus den Vitülen beim Tode hervorgingen. Sie veranlaßt uns auch, die Reaktionen der Zelle genauer daraufhin anzusehen, ob sie eine Folge des Aufbaues der Vitüle aus „Mionen“ sein könnten. So z. B. ist die Wirkung gerade der leuchtenden Strahlen auf die Augennervenzellen und die Autoplasten, die eigenartige Wirkung der ultravioletten Strahlen auf die Zelle, die Wirkung der fluoreszierenden Substanzen + Licht auf die Zelle (siehe Straub, Arch. f. exp. Path. u. Pharmakolog. 1904, S. 383) in das Auge zu fassen. Auch die Frage liegt nahe, ob in den Ganglienzellen die Lösung der Vitüle am konzentriertesten sei, und ob sie in den Parenchymzellen der Pflanzen besonders verdünnt sei, ob vielleicht die chemischen Vorgänge in den Parenchymzellen relativ stark überwiegen, und ob das in den Ganglienzellen umgekehrt sei usw. Auch die Beziehung der Vitülhypothese zur Mendel'schen Regel gilt es zu untersuchen.

Besonders ist noch hervorzuheben, daß die Forschungsergebnisse der Physiologie der Sinnesorgane und der Psychologie zur Erforschung der Vitüle und ihrer Mionen herangezogen werden müssen. Alles, was wir als geistige Eigenschaften der Organismen zusammenfassen, auch das Bewußtsein, sind Eigenschaften der Protoplasten, die zu einem großen Teil durch Eigenschaften der Mionen und Vitüle bedingt sein werden. Wir dürfen so z. B. auch die Frage aufwerfen, wie die Störung der Arbeit der Vitüle durch so verschiedene Narkotika zustande kommt, die zu der Erscheinung des Bewußtseins führt.

Die Vitülhypothese unterscheidet sich von allen bis jetzt aufgestellten Hypothesen, in denen kleine Teilchen zur Erklärung der Lebenserscheinungen benutzt werden, ganz wesentlich dadurch, daß sie eine Forderung der mikroskopischen Morphologie der Zelle ist,

daß sie nicht zur Erklärung einzelner Erscheinungen des Zellenlebens dienen will, und daß sie ganz auf dem Boden des Hypothesengebäudes der Physik bleibt. Es sind ja schon zahlreiche Hypothesen über den amikroskopischen Bau der Zelle aufgestellt, bei denen kleine Massenteilchen eine Rolle spielen, denen bestimmte Eigenschaften beigelegt wurden, damit sie zur Erklärung bestimmter Lebenserscheinungen dienen sollten. Was man über sie im allgemeinen für ein Urteil hat, drückt wohl Lidfors (Die Kultur der Gegenwart. I. Bd., 4. Abt., S. 268) richtig aus. Er sagt:

„Im Lichte der neueren Forschung erscheint also die Zelle nicht mehr als ein Elementarorganismus letzter Stufe, sondern als ein sehr kompliziertes Gebilde, das aus verschiedenen physiologisch und genetisch selbständigen Organen zusammengesetzt ist. Diese Auffassung beruht auf reiner Empirie und wird nicht im geringsten dadurch erschüttert, daß man bei der Deutung der zytologischen Befunde nicht immer die nötige Kritik gebraucht hat. Nun ist man aber weiter gegangen und hat gefragt: Gibt es nicht zwischen dem jetzt schon erkennbaren Bau der Organismen und der allen Substanzen zukommenden Molekularstruktur eine Organisation einfachster Art, die vielleicht für die lebende Substanz ebenso charakteristisch ist, wie der molekulare Bau für die leblose Materie? Gegenwärtig wird diese Frage im allgemeinen bejaht, und vom theoretischen Standpunkte muß man ohne weiteres zugeben, daß die Annahme einer unsichtbaren, mit der Molekularstruktur nicht identischen Elementarstruktur (Wiesner) oder Metastruktur (Heidenhain) der lebendigen Masse recht plausibel erscheint. Die meisten Biologen begnügen sich aber nicht mit dem berechtigten Zugeständnis, daß die chemisch erforschbare Molekularstruktur für die Erklärung des Lebendigen nicht ausreicht, sondern behaupten, daß die lebende Substanz aus winzigen Organen und Organelementen zusammengefügt ist, die sich analog wie die sichtbaren lebendigen Teile durch selbsttätiges Ernähren, Wachsen und Teilen erhalten und vermehren (Pfeffer) und noch die Fähigkeit besitzen, zu verschmelzen (Wiesner). Diese Annahmen bilden den gemeinsamen Kern fast aller Hypothesen über die Elementarstruktur des Protoplasmas; sonst gehen auf diesem Gebiete die Auffassungen der Autoren ziemlich weit auseinander, wie schon aus der Tatsache ersichtlich ist, daß fast jeder Forscher, der sich mit diesen Fragen eingehender beschäftigt hat, es für nötig gehalten, die letzten Lebenseinheiten mit einem neuen Namen zu belegen, so daß die griechische Nomenklatur hier wieder zur schönsten Blüte gelangt ist (Pangenen, Plastidulen, Bioblasten, Biogenen, Biophoren, Protomeren, Automerizonten, Gemmarien, Idioplasmateilchen usw.).

Es hat keinen Zweck, auf die verschiedenen Varianten dieser Theorien einzugehen, in denen man übrigens nicht selten ein Echo der mittelalterlichen Scholastik zu vernehmen glaubt. Allerdings behauptet ein so hervorragender Forscher wie Wiesner, daß eine durchgearbeitete Theorie von der Elementarstruktur der lebendigen Substanz für die Physiologie ebenso fruchtbar sein muß, wie z. B. die Atomtheorie für die Chemie oder die Undulationstheorie für die Optik; doch spricht die Entwicklung der Wissenschaft kaum

für eine solche Auffassung. Welchen mächtigen Aufschwung verdankt nicht die organische Chemie der Aufstellung der Benzolformel durch Kékulé, aber was haben im Grunde sämtliche Theorien über die Elementarstruktur der Pflanzenphysiologie geleistet? Es sind lauter taube Blüten gewesen, die keine Früchte tragen konnten, und zwar schon aus dem Grunde, weil „die aufgestellten Theorien im wesentlichen nur darin bestanden, daß sie die zu erklärende Eigenschaft von den Organismen und Organen auf hypothetische organische Moleküle und Molekülgruppen übertrugen“ (Wundt). Mit diesen Worten ist der Kern der Sache treffend gekennzeichnet. Ungünstig hat wohl auch der Umstand gewirkt, daß manche von diesen Theorien geeignet waren, einer grobmechanischen Vorstellungsweise Eingang zu verschaffen, wodurch viel Unheil angerichtet wurde.

Gegen solche primitive Anschauungen hat in jüngster Zeit Johannsen mit aller Schärfe Front gemacht, indem er z. B. die Auffassung der Gene (der Erbeinheiten) als materielle, morphologisch charakterisierte Strukturen als „eine für ein ruhiges Fortschreiten der Erblichkeitsforschung äußerst gefährliche Auffassung“ bezeichnet, vor welcher eindringlich gewarnt werden muß. Und wenn Johannsen ferner betont, daß „voreilige Hypothesen nur zu leicht die Sache dunkler machen, statt klärend zu wirken“, so drücken diese Worte des genialen Dänen eine Wahrheit aus, deren Vernachlässigung eben zu solchen Wucherungen des Vorstellungslebens führt, die sich gegenwärtig als Hypothesen über die Elementarstruktur des Protoplasmas auf dem Gebiete der Physiologie gar zu breit machen.“

Es wird aber entgegen der Meinung von Lidfors doch zweckmäßig sein, „auf die verschiedenen Varianten der Theorien“ kurz einzugehen und mit Berücksichtigung unseres Standpunktes zu besprechen, da hierdurch die Eigenartigkeit der Mionenhypothese besser hervortreten wird. Nur hinweisen möchte ich auf die registrierenden und kritisierenden Werke von Delage (1895), Stöhr (1897 und 1909), Julius Schultz (1909) und auch auf die Zusammenstellung über „Naturphilosophische Lebenstheorie“ bei Tschermak (1916, S. 45 und 56).

Alle Anschauungen, welche in den zu besprechenden Arbeiten vertreten werden, hatten Wert als ordnende Hilfsvorstellung. Ein Wahrscheinlichkeitswert wird ihnen nur dann zuerkannt werden dürfen, wenn sie keinen beobachteten Tatsachen widersprechen. Auch mit den Schlüssen, welche wir aus sicher gestellten Tatsachen gezogen haben, müssen sie dann harmonieren. So z. B. dürfen die Theorien, um für uns Wahrscheinlichkeitswert zu erlangen, der Tatsache nicht widersprechen, daß die Substanz des Protoplasten eine physiologisch homogene Flüssigkeit ist.

Momente, welche die Hypothesen nicht enthalten dürfen, wenn sie ihren Wahrscheinlichkeitswert nicht einbüßen sollen, sind besonders folgende:

1. Den Teilchen dürfen nicht alle Eigenschaften des Protoplasten beigelegt werden; denn die Organe des Protoplasten sind verschiedenartig und die Lebenserscheinungen entstehen durch Zusammenarbeiten der Organe des Protoplasten.

2. Den Teilchen dürfen keine einzelnen Eigenschaften der Organismen (wie z. B. die Eigenschaft Blattzähnchen zu bilden) beigelegt werden, oder es darf ein Teilchen nicht allein als Verursacher einer solchen Eigenschaft gedacht werden, da ja meist der ganze Protoplast eine solche Eigenschaft verursacht.

3. Es dürfen in die Definition der Teilchen keine Eigenschaften aufgenommen werden, welche beobachteten Eigenschaften desjenigen Gebildes widersprechen, dessen Eigenschaft die Existenz des Teilchens erklären soll.

4. Die Teilchen dürfen nicht als aus Atomen und Molekülen aufgebaut gedacht werden.

Es zeigt sich, daß fast alle zu besprechenden Arbeiten Momente enthalten, welche unter diese 4 Sätze fallen.

Spencer (1863—64, 4. und 8. Kapitel; 2. Aufl., S. 180—183) bildete den Begriff der „physiological units". Diese Teilchen, welche aus zahllosen Molekülen bestehen, werden von den Eltern den Kindern überliefert.

Darwin (1868, S. 470—529) legt in seiner „provisorischen Hypothese der Pangenesis" „stofflichen Teilchen", gemmulae (Keimchen), alle Eigenschaften der Zelle bei. Sie müßten mindestens alle Eigenschaften besitzen, welche die mittelbare Ursache für alle Eigenschaften einer ganzen Zelle wären.

Haeckel (1876) legt trotz der genauen Angaben über die stoffliche Zusammensetzung seiner Plastidulen, welche er in seiner Hypothese macht, denselben die Eigenschaften des ganzen Protoplasten bei, was vorzüglich aus der Tatsache hervorgeht, daß er unter den Plastidulen dieselbe Arbeitsteilung eintreten läßt, die wir unter den Zellen eines höheren Organismus beobachten.

Nägeli (1884, S. 41) meint, daß sein Idioplasma durch den ganzen Organismus als zusammenhängendes Netz ausgespannt sei. Dieser Annahme widerspricht die Tatsache, daß der Protoplast aus Flüssigkeiten besteht.

Hugo de Vries (1889) entwickelt die Theorie Darwins weiter. Er nimmt aus Molekülen aufgebaute Träger für einzelne erbliche Eigenschaften an, die er Pangene (S. 47, 65, 211) nennt.

Weismann (1892) nimmt an, daß sein Idioplasma eine feste Architektur besitze, die historisch überliefert sei. Seine Anschauung steht nicht im Einklang mit der Flüssigkeitsnatur des Protoplasten.

Wiesner (1892) kennt nur eine Art von Plasomen, welche die Eigenschaften des ganzen Protoplasten besitzen. Sie können auch zu Kernen, zu Vakuolen und zu kleinsten Partikeln der Zellmembran (siehe hierzu Arth. Meyer 1895, S. 305) werden. Er (S. 15, 75, 237) geht bei der Bildung seiner Theorie von der Tatsache aus, daß in der Zelle immer kleiner werdende Gebilde einander einschachteln und daß in ihr Teilungsprozesse vorkommen, welche ihm als „Grundproblem" des Lebens erscheinen. Die „letzten Teilkörper der Zelle" betrachtet er als die Elementarorgane und nennt sie Plasomen.

Hatschek (1905) arbeitet in seiner Theorie mit Atomen und Molekülen und meint, der Kern enthielte alle Vererbungssubstanz.

Verworn (1903) zeigt zuerst, wie sich der Grundgedanke der Biohypothese bei Hermann, Pflüger, Detmer, Loew, Ehrlich, Allen entwickelt und gestaltet hat, der Grundgedanke, „daß im Mittelpunkt des Stoffwechsels eine höchst komplizierte, labile Verbindung steht, die durch ihren Aufbau und Zerfall die sämtlichen Stoffwechselprozesse unterhält —" (S. 25). Diese chemische Verbindung nennt er „Biogen". Er fragt sich dann, welche speziellen Eigenschaften man auf Grund der Lebenserscheinungen dem Biogen beizulegen habe und welche Vorgänge man beim Stoffwechsel des Biogen anzunehmen habe, und untersucht dann die Frage nach der Beziehung des Sauerstoffs zum Biogenmolekül (S. 23, 25, 34) genauer. Im großen und ganzen überträgt Verworn bei dieser Untersuchung Eigenschaften des ganzen Protoplasten auf die kleinsten Teilchen.

Nur „um ein anschauliches Schema für das der Dissoziation zugrunde liegende Prinzip zu gewinnen" — gibt er eine Art von Konstitutionsformel, indem er sagt (S. 40): „Will man sich ein schematisches Modell vom Biogenmolekül konstruieren, so wird man sich als Sauerstoffrezeptor und -translator eine Stickstoff- oder eine Eisenverbindung, als Oxydationsmaterial eine nach dem Typus der Kohlehydrate von Aldehydcharakter gebaute Kohlenstoffkette denken können, die beide als Seitenketten an einem Benzolringe hängen."

Nur im Zytoplasma, nicht im Zellkern (S. 67) nimmt er Biogensubstanz an.

Die Biogenhypothese ist eine wesentlich vom Standpunkt der physiologischen Chemie aus ersonnene Vorstellung, die mit Atomen und Molekülen arbeitet.

Heidenhain (1907, S. 439) gelangt auf demselben Wege wie Wiesner zu kleinsten Teilchen der Zelle, die er nur aus äußeren Gründen nicht auch Plasomen, sondern Protomeren nennt. Über die Eigenschaften seiner Protomeren sagt er

vorzüglich folgendes (S. 501): Die Protomeren sind als feste Körper zu betrachten. — S. 497: „Sie besitzen in ihren Eigenschaften als Teilkörper niederster Ordnung das Vermögen des Stoffwechsels, der Massenzunahme und Selbstteilung.“ — S. 498: „Da das Protomer Individualität besitzt und durch Stoffwechsel sich erhält, so wäre dasselbe als ein biochemisches System vorzustellen, welches als System bestimmt begrenzt und auf Grund seiner Struktur spaltungs- und teilungsfähig ist.“

Überblickt man die besprochenen Hypothesen, so sieht man, daß die Forscher von ganz verschiedenen Gesichtspunkten aus zur Annahme kleinster Teilchen getrieben wurden, welche die Eigenart der Leistungen des Protoplasten erklären sollen. In den verschiedenen Hypothesen finden sich dabei Momente, welche sich mit meinen Anschauungen berühren und bei weiterem Ausbau der Vitülhypothese benutzt werden könnten. Sie werden um so häufiger in den Arbeiten, je jünger diese sind. Die Anschauungen klären sich mehr und mehr und erhalten anscheinend mehr und mehr Wahrscheinlichkeitswert.

6. Die Struktur des gehärteten und gefärbten Zytoplasmas.

Die mikroskopische und ultramikroskopische Untersuchung des Zytoplasmas zeigte uns, daß es durchaus homogen ist. Es fragt sich nun, ob es auch nach Abtötung mittels guter Fixierungsmittel und darauf folgende Intensivfärbung homogen bleibt, oder ob danach irgendwelche Strukturen in ihm auftreten.

Die Beobachtung von Strukturen in fixiertem und gefärbtem Zytoplasma war ja der Hauptgrund für die Aufstellung verschiedener Theorien über den feineren Bau des Protoplasten. Bekanntermaßen gehören zu diesen Theorien hauptsächlich die Gerüsttheorie: Fromann, Heitzmann, Klein, Leidig, Schmitz (1880); die Filartheorie: Flemming (1882), Schneider 1891, Tayod 1891; die Wabentheorie: Bütschli (1890), Strasburger (1897); die Granulatheorie: Altmann (1890), Zoja, v. Seiller, Mitrophanow, Lukjanow [siehe Zimmermann (1893 b) und ähnlich Fischel (1901)].

Alle Anschauungen, welche in diesen Theorien über die Struktur des Organes des Protoplasten, welches wir Zytoplasma nennen, vertreten wurden, sind unrichtig, denn das Zytoplasma ist nicht nur im lebenden, sondern auch in durch gute Fixierungsmittel getötetem Zustand homogen, und es lassen sich in ihm auch durch Färbungsmittel keine Strukturen hervorrufen.

Die Autoren, welche eine optische Inhomogenität des Zytoplasmas annahmen, sind vorzüglich zu ihrer Meinung dadurch gekommen, daß sie hielten für Zytoplasmastruktur: 1. ergastische Gebilde, 2. aus reinem Zytoplasma gestaltete Strukturen, 3. Strukturen, welche sich beim langsamen Absterben aus Zytoplasma oder aus Bestandteilen des zerfallenen Zytoplasmas bildeten, 4. Strukturen, welche sich, kurz gesagt, durch Fällungsmittel aus den Bestandteilen des Zytoplasmas bildeten.

Den Beweis für meine Behauptung, daß auch gut fixiertes und gefärbtes Zytoplasma homogen ist, führe ich dadurch, daß ich Zytoplasma, dessen Einschlüsse mir genau bekannt sind, fixiere und färbe und auf Homogenität prüfe.

Ich benutzte die in Fig. 140 abgebildeten Zytoplasmastränge des Protoplasten der Staubfadenhaare von Tradescantia, in denen nur Trophoplasten, Allinante und Fettröpfchen vorkommen. Die Haare wurden 1 Minute durch Osmiumdämpfe, dann 24 Stunden in Bendafixage fixiert, 8 Stunden gewässert und durch Alkohol und Xylol in Paraffin gebracht. Die Schnitte wurden nach der Eisen-Hämatoxylin-Methode gefärbt, jedoch wurde nach der Hämatoxylinbehandlung nicht mit Eisenalaun differenziert, sondern nur längere Zeit gewässert und dann schnell durch Alkohol und Nelkenöl in Kanadabalsam übergeführt.

Die Zytoplasmastränge erschienen nun bei Betrachtung mit den stärksten Objektiven an denjenigen Stellen, in denen keine Trophoplasten, Allinante und Öltropfen lagen, völlig homogen. Die Fettropfen waren teilweise völlig herausgelöst, so daß nur ihre Vakuolen erhalten waren, oder es waren diese noch von einer geschwärzten, sehr zarten Schicht von durch Osmiumsäure fixiertem Fett umgeben.

Die sehr kräftige Färbung nach Heidenhain hatte also keine Struktur des fixierten Zytoplasmas sichtbar gemacht, ebenso verhielt es sich bei Anwendung der Gram-Färbung.

Hiermit sind auch die Erfahrungen von Alfred Fischer im Einklang (1901, S. 20): „Homogene Pseudopodien der Amoeba proteus werden durch reine Osmiumsäure (1%) total homogen, ohne Waben oder Gerüste konserviert, selbst nach 24stündiger Wirkung war keine sichtbare Fällung entstanden. — Wird jetzt, nach 24stündiger Wirkung der Osmiumlösung Alkohol bis zur Konzentration von zirka 96% durchgesaugt, so verändert sich weder äußerlich noch innerlich das Bild der osmierten Amöbe. Selbst 7proz. Sublimat in Alkohol war nunmehr wirkungslos."

Auch Duesberg (1911, S. 825) beobachtete, daß die „Grundsubstanz", in welcher die Allinante lagen, bei Anwendung der Methoden der Chondriosomen-Fixierung und Färbung homogen erschien.

Auch einige Bemerkungen Flemming's (1882, S. 103), welche sich auf Kerne und ganze Protoplasten beziehen, sind von Interesse für unsere Frage. Er sagt, daß Osmiumsäure „durch geringe Wirkung" die Kernstruktur sehr „blaß" lasse und nur die Nukleolen hervorhebe. Ferner sagt er (1877, S. 71), daß die mit 0,5proz. Osmiumsäure behandelten Kerne selten mehr, meist aber weniger von dem Gerüst erkennen lassen als die lebenden Kerne.

Löwit (1891, S. 223), welcher die Einwirkung der Osmiumsäure „auf lebende Krebsblutzellen untersuchte, fand, daß der Kern der letzteren, abgesehen von der durch die Osmiumsäure bewirkten Quellung" seine Struktur beibehielt, während in ihm durch Flemming's Lösung, Pikrinsäure und Chromsäure körnige Gerinsel auftraten (S. 228).

Wir haben also in der Osmiumsäure ein Reagens vor uns, welches die amikroskopische Struktur des lebenden Zytoplasmas in keiner für uns sichtbaren Weise verändert, wenn seine Einwirkung zum Tode des Zytoplasmas führt. Diese Eigenschaft kommt in so vorzüglicher Weise keinem anderen Reagens zu, in

annähernd gleicher Weise nur Verbindungen einiger Elemente, die bemerkenswerterweise alle ein dem Molekulargewicht des Osmiums nahestehendes Molekulargewicht haben.

Die folgenden Versuche sollen ein wenig über die Wirksamkeit der Elemente von ähnlichem Molekulargewicht unterrichten.

Als Versuchsobjekt wählte ich die Staubfadenhaare von Tradescantia. Sie wurden mit Wasser unter das Deckglas gebracht, und das Reagens wurde seitlich zugesetzt und mittels Fließpapier durchgesogen. Die Lösungen enthielten alle ungefähr 0,0025 Grammatome des Metalles auf 100 ccm Wasser.

Os. 191. Osmiumsäure (OsO_4) 0,39 g auf 100 g Wasser. Das Zytoplasma stellte sofort nach Zusatz die Bewegung ein. Die Zytoplasmafäden sind nach 18 Stunden noch vollkommen in ihrer Form erhalten und homogen, ebenso der Kern.

Ir. 192. Iridiumchlorid ($IrCl_4$) 0,84 g auf 100 g Wasser. Iridiumchlorid ist von Eisen (Zeitschrift für wissenschaftliche Mikroskopie, Bd. XIV, 1897, S. 194) als Fixierungsmittel empfohlen worden. Er benutzt z. B. eine Mischung von: Iridiumchlorid 0,5 g, Eisessig 1 g, Wasser 100 g. Ich finde, daß sich Iridiumchlorid nur kolloid löst.

Die Strömung in den Zytoplasmafäden dauerte nach Zusatz des Reagens noch stundenlang an, nach 4 Stunden waren die Fäden zerfallen.

Natriumiridiumchlorid ($Na_2IrCl_6 + 6\,H_2O$) 1,39 g auf 100 ccm Wasser. Die Lösung war nicht kolloid. Nach 16 Stunden konnte man noch in einzelnen Zellen Plasmabewegung beobachten. Nach 18 Stunden waren die Zellen abgestorben. Von den Zytoplasmafäden war nichts mehr zu erkennen.

Pt. 194. Natriumchloroplatinat (Na_2PtCl_6) 1,3 g auf 100 ccm Wasser. Nach 2,5 Stunden war der Protoplast noch lebend. Nach 18 Stunden hat sich der Protoplast von der Zellwand abgehoben und ist gefaltet. Die Zytoplasmafäden sind noch vereinzelt aufzufinden, gekrümmt, aber sonst in ihrer Form erhalten.

Au. 197. Goldchloridnatrium (mit 46% $AuCl_3$) 1,6 g auf 100 ccm Wasser. Nach 5 Minuten Aufhören der Bewegung in den Zytoplasmafäden. Das Zytoplasma bleibt homogen, die Fäden bleiben gut in ihrer Form erhalten. Nach 18 Stunden sind die Protoplasten kaum kontrahiert, die Zytoplasmafäden alle in ihrer Form erhalten.

Hg. 200. Quecksilberchlorid ($HgCl_2$) 0,68 g und NaCl 0,28 g auf 100 ccm Wasser. Nach 2 bis 3 Minuten erlischt die Bewegung in den Zytoplasmafäden. Die Fäden bleiben erhalten, werden aber manchmal vorzüglich an einzelnen Stellen dünner. Nach 18 Stunden sind die Protoplasten von der Wand der Zelle abgehoben und gefaltet. Verkrümmte Zytoplasmafäden sind noch aufzufinden.

Tl. 204. Thalliumsulfat (Tl_2SO_4) 0,63 g auf 100 ccm Wasser. Nach 3 Stunden noch kräftige Plasmaströmung; nach 18 Stunden sind die Protoplasten tot und nicht fixiert.

Pb. 206. Bleinitrat ($Pb(NO_3)2$) 0,82 g auf 100 ccm Wasser. Nach 3 Stunden noch Zytoplasmaströmung. Nach 18 Stunden ist von Zytoplasmafäden nichts mehr zu sehen.

Pd. 162. Palladium-Natriumchlorid ($PdCl_2 \cdot 2\,NaCl + 3\,H_2O$) 0,92 g auf 100 ccm Wasser. Nach 3,5 Stunden noch Zytoplasmabewegung und gut erhaltene Fäden. Nach 19 Stunden alle Protoplasten zusammengefallen.

Nach den Erfahrungen, welche wir hier gemacht haben, können wir also folgendes aussagen. Die Struktur und die Form des Zytoplasmas erhalten nur Elemente, deren Atomgewicht zwischen 191 und 200 liegt.

Die fixierenden Elemente töten den Protoplasten verschieden schnell. Sofort tötet die Osmiumsäure. Langsamer als Osmiumsäure und untereinander ungefähr gleich schnell töten Gold und Quecksilber, sehr langsam Platinchlorid. Die Form der Zytoplasmafäden erhalten die Elemente ebenfalls verschieden gut. Am besten wirkt Osmium, dann folgt sofort Gold, schließlich in größerem Abstand Quecksilber und Platin. Die Struktur des homogenen Zytoplasmas scheint keins dieser vier Elemente in sichtbarer Weise zu verändern. Daß die genannten Elemente, vorzüglich das Osmium, eine besondere Wirkung auf das absterbende Zytoplasma ausüben, ist zweifellos; wie wir aber uns die Wirkung vorstellen sollen, wissen wir nicht. Es ist möglicherweise eine besondere Einwirkung auf die Vitüle der Grund ihrer Wirksamkeit.

Mit Rücksicht auf die spezifische Wirkung der genannten Elemente habe ich noch ein paar Fixierungsmittel, welche oft angewandt werden, und das Chloroform in ihrem Verhalten gegen die Zytoplasmastränge untersucht.

0,5 proz. Chromsäure.

In ihr hält die Plasmabewegung ungefähr 15 Minuten an. Dabei werden die Zytoplasmastränge undeutlich und dünner und zerfallen ungefähr nach einer halben Stunde völlig.

1 proz. Essigsäure.

Nach 2 Minuten ist die Bewegung erloschen. Die Zytoplasmafäden sind gut erhalten, beginnen aber schon nach 10 Minuten dünner und weniger lichtbrechend zu werden. Nach 30 Minuten sind die Fäden entweder sehr dünn oder schon zerrissen oder ganz zerfallen.

Chloroformwasser. 3 ccm absol. Alkohol, 50 ccm Wasser, dazu 0,5 ccm Chloroform gesetzt und tüchtig geschüttelt. Die Bewegung erlischt sofort und die Zytoplasmafäden werden kettig und zerfallen.

Man erkennt aus diesen Versuchen den Unterschied in der Wirkungsweise zwischen den Metallverbindungen mit hohem Molekulargewicht und diesen Reagentien deutlich. Das Chloroform veranlaßt das Zusammenfließen des Zytoplasmas zu Tropfen, ehe das Absterben eintritt. Die Säuren lösen geradezu das Zytoplasma, ehe es zum Absterben kommt. Auch einige Versuche, die ich früher (1896) mit den aus völlig homogenem Zytoplasma bestehenden Plasmabrücken von Volvox anstellte, mögen hier durch die Figuren 162 1 und 2 und *E* bis *J* und ihre Erklärungen sprechen.

Während die neutrale Osmiumsäurelösung und die neutrale Lösung von Goldchloridnatrium, wie wir sahen, die Homogenität des Zytoplasmas erhalten, wird diese zerstört, sobald die Lösungen angesäuert sind. Fischer (1901, S. 20) beschreibt die Veränderungen, welche die saure Lösung der Osmiumsäure an den homogenen Pseudopodien von Amoeba proteus hervorbringt, nachdem er vorher von der Wirkung der reinen Osmiumsäure gesprochen hatte, mit folgenden Worten: „Ganz anders wirkt 1 proz. Osmiumsäure, die mit 1% Essigsäure versetzt ist und dadurch, wie ich (1899, S. 14 und 25) zeigte, fällungskräftig wird, selbst schwach alkalischem Protoplasma gegenüber. Die Osmiumessigsäure wirkt zuerst und augenblicklich zunächst ebenfalls erstickend, aber nach 1—2 Minuten schon trüben sich die homogenen Pseudopodien durch eine feinkörnige Ausfällung und werden feingerüstig, nicht wabig.“ Hat die Osmiumsäure längere Zeit allein auf das Zytoplasma gewirkt, so ändert dann Zusatz von Essigsäure nichts mehr an der homogenen Struktur der Pseudopodien, wohl aber wenn die Osmiumsäurewirkung kurz war. Fischer sagt: „Sekundäre Ausfällung in homogenen osmierten Pseudopodien war, wie schon erwähnt, nach 24 Stunden nicht mehr zu erzielen, es mußte also eine Grenzzeit festgestellt werden, innerhalb der das Pseudopodium noch nicht homogen erstarrt ist. Mitten in der Bestimmung dieser Zeit wurde die Untersuchung wegen Materialmangels abgebrochen, nachdem aber doch schon folgendes sicher ermittelt war. Alkohol (96%) fällte das homogene Plasma feingerüstig aus, nachdem die Amöben 10 Minuten in etwa 2 proz. Osmiumsäure gelegen hatten. Ebenso gab 0,25 proz. Chromsäure (derselbe Prozentgehalt wie in Flemmingscher Lösung) eine prachtvolle gerinnselgerüstige Ausfällung durch die ganzen homogenen Pseudopodien, obgleich auf diese bereits 1 Minute lang 1 proz. Osmiumsäure gewirkt und die beschriebene homogene Erstarrung hervorgerufen hatte. Auch als die Amöben 10 Minuten lang in 1 proz. Osmiumsäure gelegen hatten, entstand mit 0,25 proz. Chromsäure eine gut sichtbare Fällung im homogenen Plasma.“

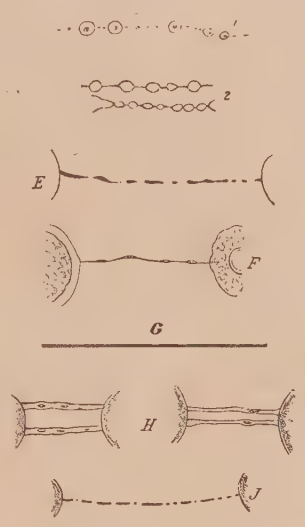


Fig. 162. Plasmabrücken von Volvox aureus. 1 und 2 durch heißes Wasser kettig gewordene Plasmabrücke. *E* Zwei Tage in 3proz. Essigsäure. *F* Drei Stunden in 1proz. Chromsäure. *G* In Osmiumsäure. *H* Phosphormolybdänsäure. *J* Erst mit Jodjodkalium, dann mit 25proz. Salzsäure behandelt. Nach Arth. Meyer (1896, Fig. D und E bis J).

Die Veränderungen, welche durch das saure Fixierungsmittel hervorgebracht werden, beschreibt Fischer hier als „feingerüstig“ und „gerinnselgerüstig“. Die Frage der Wirkung der verschiedenen sauren Fixierungsmittel auf vollkommen homogenes Zytoplasma müßte noch genauer untersucht werden. Im allgemeinen scheint es, als ob allen durch Fixierungsmittel in dem homogenen Zyto-

plasma erzeugten Strukturen Tröpfchen oder Körnchen, also kleine Ante, zugrunde lägen, welche sich in verschiedener Weise aneinander lagerten, mehr oder weniger dichte Gallerten bildend. Waben scheinen nie zu entstehen.

Indem ich noch auf die Angaben von Klemm (1895) über die Desorganisation der Zelle und auf das von Lepeschkin (1911, S. 189) Gesagte hinweise, will ich hier noch die Charakterisierung der durch die gebräuchlichen, meist sauren Fixierungsmittel im Zytoplasma hervorgebrachten Strukturen, welche Wasielewski (1899) gibt, mitteilen. Seine Angaben beziehen sich aber nicht auf homogenes Zytoplasma, sondern auf Zytoplasma und ergastische Gebilde, und gerade deshalb setze ich sie hierher, um darauf aufmerksam zu machen, daß solche Strukturen einmal durch Erzeugung künstlicher Strukturen im homogenen Zytoplasma, dann aber auch durch Veränderung der hauptsächlich durch die ergastischen Einschlüsse veranlaßten, aus homogenem Zytoplasma bestehenden Strukturen, durch Zerreißen von Zytoplasmalamellen, Umbilden derselben zu Fäden, der Fäden zu Tropfen usw., veranlaßt werden.

Wasielewski sagt: „Das Zellplasma ist bei Anwendung der verschiedenen Mittel außerordentlich verschieden strukturiert. Wir stellen ganz kurz nochmals das Hauptsächlichste hierüber zusammen:

Das Plasma erscheint:

a) mehr oder minder homogen (Formol, Kaliumbichromat, Osmiumsäure);

b) körnig, von feinem Gerinnsel an bis zu groben Körnern. (Wasser [heiß], Sublimatpikrinsäure, Merkel's Gemisch, Sublimat in Wasser, Chromessigsäure. Hermann's und vom Rath's Gemisch bilden beispielsweise eine Reihe, die von feinen zu groben Plasmakörnchen fortschreitet);

c) fädig, oft netzartig angeordnet (Sublimat, Pikrinsäure, Platinchlorid usw.). — Es ist übrigens schwierig, hier die einzelnen Mittel auseinander zu halten. Erstens sind die Bezeichnungen nicht genau, zweitens kombinieren sich meist mehrere der angegebenen Strukturen zu einem Gesamtbilde, endlich weisen auch verschiedene Zellen, und zwar oft solche desselben Schnittes voneinander abweichende Strukturen nicht selten auf.

d) Die Masse des Plasmas ist sehr verschieden gut erhalten. Bald füllt es dicht die jungen Zellen (Osmiumsäure), bald ist gar nichts davon übrig (Außenpartien bei Chromsäurefixierung). Zu den im Leben vorkommenden Vakuolen fügen viele Fixiermittel zweifelsohne neue hinzu, am stärksten das Formol, bei dessen Anwendung selbst die jüngsten Zellen durchlöchert erscheinen."

Instruktiv sind auch die Angaben, welche Fauré-Fremiet (1909-10, S. 492) über die Wirkung einiger Fixierungsmittel auf das Zytoplasma von Protozoen macht. Er sagt:

„Les liquides fixateurs, en précipitant le cytoplasma, fixent dans leur forme les détails qui existent, mais créent en même temps des structures qui n'existaient pas, qui sont artificielles. Ces structures d'ailleurs sont variables suivant le réactif employé comme on pourra s'en rendre compte par l'examen des figures5, 6, 7, 8 et 9 (Pl. XIX). D'une manière générale, le peroxyde d'osmium donne un précipité excessivement fin, une structure presque homogène; le bichlorure de mercure au contraire donne de jolis réseaux, l'acide chromique et l'acide picrique des grains, etc. Les mélanges fixateurs gardent ces propriétés diverses. Le même plasma traité par trois réactifs différents montrera trois structures différentes; chez la Campanella umbellaria par exemple, le liquide de Tellyesniczky donne (Fig. III, n⁰ 1) un réseau à grandes mailles inégales, avec des trabécules lisses et finement anastomosés, tandis qu'avec le liquide de Bouin, on verra un réseau granuleux, à mailles courtes et égales (Fig. III, no 2), ou même un simple granulum très dense. Le liquide de Flemming fera apparaître un délicat réseau, tandis que le liquide de Benda ou le peroxyde d'osmium pur donneront une structure homogène. Les mêmes observations faites sur un autre Infusoire,

par exemple l'Opisthonecta Henneguyi donneront les mêmes résultats, mais avec un aspect un peu différent qui est dû à la constitution propre de chaque plasma; cela est si vrai que chez ce même Opisthonecta, la structure du cytoplasma, fixé au liquide de Bouin, est bien différente chez un individu normal (Fig. 8, Pl. XIX) qui présente un granulum réticulé, et chez un individu enkysté qui montre un granulum très dense et homogène (Fig. 9, Pl. XIX). Nous sommes donc en droit de conclure que les structures réticulées sont, chez un grand nombre d'Infusoires, de simples artefacts."

Eine ähnliche Reaktion auf Säuren + Osmiumsäure, wie sie auf S. 467 nach Fischer beschrieben wurde, zeigen die kolloidalen Eiweißlösungen. Fischer hat diese Reaktionen geprüft und schreibt über das Verhalten der Osmiumsäure zu Eiweißstoffen folgendes (1899, S. 12):

„Eine 1proz. Osmiumsäure fällt weder aus saurer noch neutraler oder alkalischer Lösung: Die Nukleoalbumine (Kaseïn, Konglutin), Nukleïn und Nukleïnsäure aus der Hefe. Ferner werden alkalische Lösungen von Deuteroalbumose und Protalbumose, der Albumine und Globuline nicht gefällt und bleiben tagelang klar. Bei geringem Ansäuern mit Essigsäure fallen die genannten Stoffe sofort in wasserunlöslicher Form aus. Daß saure Lösungen sogleich gefällt werden, ergibt sich hieraus von selbst. Hämoglobin wird auch aus neutraler oder sogar schwach alkalischer Lösung abgeschieden, aber doch nur sehr langsam, im Verlaufe mehrerer Tage. Amphopepton wird gefällt." „Osmiumsäure allein ist demnach ein sehr schwaches und unvollständiges Fällungsmittel, alkalischem Zellinhalt gegenüber wird sie stets versagen."

Lepeschkin (1912, S. 539) konstatiert weitere Übereinstimmungen zwischen dem Verhalten der Eiweißlösungen und den den Protoplasten zusammensetzenden Organsubstanzen. Er sagt:

„Zurzeit kann man behaupten, daß alle Faktoren, welche kolloidale Lösungen von Eiweißkörpern zur Koagulation bringen, auch die Abtötung der lebenden Substanz bewirken. So ist die tötliche Wirkung der hohen und niedrigen Temperaturen, der Ionen von Schwermetallen, der sogenannten Narkotika usw., welche auch die Koagulation der Eiweißsolen hervorrufen, genug bekannt.

Überraschend ist aber ein vollkommener Parallelismus in den Details, welcher in der Einwirkung der genannten Faktoren auf die Eiweißsole einerseits und auf die lebende Substanz andererseits beobachtet wird. Es genügt hierfür, an den günstigen Einfluß der sauren Reaktion der umgebenden Flüssigkeit und an die hemmende Wirkung von OH-Ionen auf die Plasmakoagulation, an die gemischte Wirkung von hohen Temperaturen und von Narkotika und an die tötliche Wirkung der niedrigen Temperaturen zu erinnern."

„Aus dem Gesagten folgt, daß die Koagulation der Eiweißkörper in der lebenden Substanz stets das Absterben der letzteren verursacht. Trotzdem sind auch einige Fälle bekannt, wo das Absterben durch Stoffe hervorgerufen wird, deren koagulierende Wirkung auf Eiweißsole nicht bekannt ist. So sind z. B. freie Alkalien in nicht zu schwachen Konzentrationen, Jod usw. für Protoplasma giftig, trotzdem ihnen keine koagulierenden Eigenschaften, wenigstens für Eiweißsole, zukommen."

Zu dem letzten Satz mache ich auch auf meine Arbeit (1906) über die supramaximalen Tötungszeiten aufmerksam.

Das Zytoplasma, welches wir als eine äußerst kompliziert zusammengesetzte kolloidale wässrige Lösung kennen gelernt haben, die als disperse Phase auch lyophyle Kolloide (z. B. Eiweißkörper) enthält, verhält sich anscheinend ganz allgemein gegen Reagentien ähnlich wie ein totes homogenes lyophyles Hydrosol. Wir können hier auf diese Frage nicht näher eingehen, ich will nur hierher setzen, was André Mayer und Schaeffer (1908) sagen. Zu diesem Zitat will ich noch bemerken, daß die Autoren unsere Hydrosole als „flüssige Hydrogele" bezeichnen und will noch be-

treffs der alkalischen Reaktion des Zytoplasmas auf Pfeffer (1897, I. Band, S. 490) verweisen.

Die Autoren sagen:

„On sait que d'une façon générale, le protoplasma a une réaction légèrement alcaline.

Or, 1° Comme tous les gels alcalins ou négatifs, il se trouble quand on y fait pénétrer des acides; c'est-à-dire qu' il y apparaît des grains d'abord ultramicroscopiques, puis microscopiques. Au contraire, il s'homogénéise par alcalinisation.

2° Les acides, les sels de métaux lourds, et d'une façon générale toutes les substances employées comme fixateurs histologiques (il n'y a pas de fixateurs alcalins) agissent sur le protoplasma comme sur n'importe quel gel négatif, en y faisant apparaitre des grains qui se précipitent. Les déshydratants (chaleur, alcool) agissent de même. Il y a lieu de penser que les structures fondamentales qu' on a décrites dans le protoplasma (1) grains, réseaux, etc. ne préexistent nullement à l'état vivant.

Les liquides de l'organisme apparaissent pour la plupart comme des hydr gels plus ou moins fluides (plasma recueilli avec précaution, suc pancréatique) et autres sucs digestifs. Les déshydratants, et, suivant leur réaction, les acides ou les alcalis, y font apparaître des granules animés de mouvements browniens plus ou moins vifs suivant que l'hydrogel est plus ou moins visqueux."

7. Einiges über die Fixierung des gröberen Baues der Zelle.

In dem vorigen Kapitel handelte es sich um die Frage der Erhaltung der Homogenität, also bis zu einem gewissen Grade um Erhaltung der amikroskopischen Struktur, der Organe des Protoplasten durch Fixierungsmittel.

Jetzt wollen wir die Erhaltung des gröberen Baues der Zelle durch Fixierungsmittel behandeln, wir wollen sehen, wie durch diese die Organe des Protoplasten, die alloplasmatischen Gebilde und die ergastischen Gebilde ihrer äußeren Form und Lage nach im großen und ganzen erhalten werden.

Es zeigt sich, daß die Praxis zum Zwecke der Fixierung dieser Verhältnisse diejenigen Fixierungsmittel zurückweist, welche die Organe homogen erhalten. Es handelt sich dabei im allgemeinen um Fixierung im Gewebeverband befindlicher Zellen, und noch mehr als bei Einzelzellen ist für deren Fixierung ein schnelles Eindringen der Fixierungsmittel in die Zellen nötig. Es scheint, als ob homogene Fixierung die Organe schwer, inhomogene Verwandlung der Organsubstanzen in porösere Tröpfchengallerten sie leichter durchlässig für die Fixierungsmittel machten.

Man ist bei Anwendung von genügender Vorsicht und Kritik den Protoplasten so zu fixieren imstande, daß die Präparate zur Erforschung des gröberen Baues des Protoplasten gute Dienste leisten können. Es ist dieses auch schon öfter, so z. B. von Moll (1908, S. 255) und v. Wasielewski (1899, S. 304) betont worden.

Ein Urteil über die Frage, wie weit der Bau eines bestimmten Protoplasten durch ein bestimmtes Reagens bei der Fixierung verändert wurde, wird man am besten in der Weise erhalten können, daß man den Bau eines bestimmten Protoplasten möglichst sorgfältig zuerst am lebenden Objekt studiert, daß man dieses dann direkt unter dem Mikroskop mit dem fixierenden Reagens behandelt und sieht, welche Veränderungen des Baues eintreten. Hierauf kann man ein gleichartiges Objekt direkt in ein Gefäß

mit dem Reagens länger einlegen, es härten, schneiden und verschiedenartig färben und die Bilder der Präparate wiederum mit denen eines lebenden Objektes gleicher Art vergleichen. So wird man ungefähr erkennen können, wie weit das betreffende Objekt durch das eine Reagens verändert wird.

Will man sehen, welches Fixierungsmittel unter einer Anzahl von Fixagen für ein bestimmtes Objekt das beste ist, so muß man diese Fixagen alle in der beschriebenen Weise auf dasselbe Objekt einwirken lassen und zusehen, welches der erhaltenen Präparate mit dem lebenden Objekt am besten übereinstimmt. Es wird sich dabei zugleich herausstellen, welche gröberen Bestandteile des Protoplasten von den Fixagen im allgemeinen stark, welche von ihnen weniger verändert werden.

Durch Vergleichung der Wirkung verschiedener Fixagen auf ein Objekt ohne Vergleich mit dem lebenden Objekt kann man natürlich niemals entscheiden, welche Fixage den im Leben vorliegenden Bau am besten erhält, denn es können alle Fixierungsmittel in ähnlicher Weise auf ein und denselben Baubestandteil des Protoplasten verändernd einwirken, und der Schluß, daß die Struktur, welche nach den meisten Fixagen in gleicher Weise erschiene, die dem Leben entsprechende sei, könnte ganz falsch sein.

Untersuchungen über die Wirkung der Fixierungs- und Härtungsmittel sind öfter vorgenommen worden, doch allermeist ohne genügend sorgfältige Vergleichung der fixierten Protoplasten mit dem lebenden Protoplasten. Wichtig sind zuerst die Untersuchungen von Flemming. Er kommt (1882, S. 59 und 379) zu dem Schluß, daß Essigsäure, Pikrinsäure, Chromsäure, Goldchlorid, Alkohol, Osmiumsäure brauchbare Fixierungsmittel seien und er findet in seinem Chrom-, Osmium- und Essigsäuregemisch ein für viele Zwecke sehr brauchbares Fixierungsmittel. Burchardt (1897) beschäftigte sich nur mit der fixierenden Wirkung von doppeltchromsauren Salzen auf ruhende und in Teilung begriffene Zellkerne. Er findet, daß eine Reihe von Salzen die Kerne in eine Blase verwandeln, daß das Kalzium-, Baryum- und Kupfersalz wenigstens die chromatischen Teile der Kernteilungsfiguren erhalten. Tellyesniczky (1898) verglich mit verschiedenen Fixierungsmitteln behandelte Zellen der Hoden des Salamanders untereinander, aber nicht mit lebendem Material (S. 218). Er sagt S. 204: „Die Zellen werden durch keine der einfachen Flüssigkeiten in genügendem Maße konserviert: Die ganze Substanz, die Masse der Zellen aber erhalten am besten das Kalium bichromicum und die Osmiumsäure, so daß sich diese beiden den gesamten übrigen Flüssigkeiten gegenüber als plasmakonservierende Mittel par excellence erweisen.“ Die Angabe über Kaliumbichromat steht im schroffen Widerspruch zu den Beobachtungsresultaten von Burchardt.

Wasielewski (1899) untersuchte die Wirkung von Alkohol, Formol, Platinchlorid, Sublimat, Kaliumbichromat, Essigsäure, Osmiumsäure, Chromsäure, Pikrinsäure usw. und einer Reihe von zusammengesetzten Fixagen auf die Zellen der Wurzelspitze von Vicia faba, führte aber keine sorgfältige Vergleichung der

fixierten Objekte mit dem lebenden Objekt durch. Er verfolgte dabei nur die groben Erfolge der Einwirkung der Fixierungsflüssigkeiten. Seine Erfahrungen faßt er in folgende Sätze zusammen (S. 346):

„1. Relative Güte der Fixiermittel. Die im allgemeinen besten Resultate geben Flemming's Gemisch und die Modifikationen desselben (Hermann's, vom Rath's Gemisch). Diesen schließt sich ein großer Teil der übrigen essigsäurehaltigen Flüssigkeiten an, das Zenker'sche, Carnoy'sche, die Kaliumbichromatessigsäure Tellyeniczky's, Boveri's Pikrinessigsäure, Flemming's Chromessigsäure, die Kayser'sche Sublimatessigsäure und andere mehr. Weniger bedeutsam sind durchschnittlich die Gemische von Essigsäure, unter ihnen finden sich wohl die meisten entbehrlichen.

Schlechter als die Gemische fixieren in der Regel die Einzelflüssigkeiten, fast allein das Platinchlorid macht eine Ausnahme.

Als Mittel, die sich durch besondere Eigenschaften auszeichnen, dürfen die folgenden gelten.

Osmiumsäure und (in geringerem Maße) Kaliumbichromat erhalten die Zellmasse am vollständigsten.

Platinchlorid empfiehlt sich als bestes Einzelmittel für Kernteilungen und vorzügliche Färbung mit Safranin-Gentianaviolett-Orange, insbesondere des Kinoplasmas. Essigsäure, wichtig vor allen übrigen Mitteln durch ihre strukturerhaltende Eigenschaft. Sie, sowie die

Pikrinsäure haben den speziellen Vorzug, besonders schnell einzudringen.

Boveri's Essigsäure-Pikrinsäure gibt besonders klare Kernteilungsbilder.

Wir lassen es, um unnötige Wiederholungen zu vermeiden, bei diesen kurzen Andeutungen bewenden.

2. Zentrosomen waren mit keiner Fixierungs- und Färbungsmethode nachweisbar.

3. Das pflanzliche Objekt zeigte sich den destruktiven Wirkungen der Fixierungsmittel gegenüber durchschnittlich widerstandsfähiger als das tierische. Besonders gilt dies vom Zellplasma, das oft noch erhalten ist, wenn es beim tierischen Objekt fehlt (so bei Formol, Chromsäure u. a. m.).

4. Der Zellkern ist widerstandsfähiger als das Plasma. Eine bemerkenswerte Ausnahme ist das Kaliumbichromat, das die Kerne heftig alteriert.

5. Die Größe der Kernvakuole, in der der Nukleolus liegt, hängt (unter anderem) hauptsächlich von der Art des Fixierungsmittels ab. — Eine, große Vakuole liefert Sublimat und insbesondere die Salpetersäure enthaltenden Gemische. Dagegen ist dieselbe ganz oder fast ganz verschwunden bei Pikrinsäure, Chromosmiumsäure sowie Merkel's und Lindsay's Gemischen. Die übrigen Flüssigkeiten halten zwischen diesen Extremen die Mitte."

Außer Osmiumsäure hebt Wasielewski das Platinchlorid und das Kaliumbichromat in dieser Zusammenfassung als gute Fixierungsmittel hervor. Aber wenn man den Artikel Essigsäure-Kaliumbichromat auf S. 331 ansieht, so findet man wenig zum Lobe des Gemisches verzeichnet, so daß man sich fragen muß, wie das günstige Endurteil über dieses Gemisch zustande gekommen ist.

Lundegard fand, daß „sich nicht (1912a, S. 231) alle Objekte, sogar nicht die Zellen desselben Objektes in verschiedenen Entwicklungszuständen in übereinstimmender Weise gegenüber ein und demselben Mittel verhalten". Er beobachtete zahlreiche Fälle unzureichender Fixierung und Veränderungen der Struktur des Protoplasmas durch verschiedene Fixagen und findet, daß im großen und ganzen sich für die Kerne am besten das Flemming'sche Gemisch bewährt. Über die Veränderung der Chromosomen durch Fixierungsmittel sagt er (S. 241): „Die einzige Veränderung, die

die Chromosomen in morphologischer Hinsicht zu erleiden scheinen, besteht in dem Entstehen einer unregelmäßigen, rauhen oder welligen Oberfläche, oder unter Umständen in einer Art partiellen Zerfalls, der den Chromosomen ein Ansehen von Rosenkränzen geben kann.“ S. 245: „Bei guter Fixierung (z. B. Flemming) habe ich in Allium, wo ich auch lebendes Material genau studieren konnte, eine ziemlich getreue, aber keine vollkommene Erhaltung der Innenstruktur der lebenden Chromosomen gefunden.“ Er sah, daß die Ruhekerne von Allium und Vicia „von einem dichten und feinen Karyotingerüste erfüllt sind“. „Auch in den fixierten Präparaten ist ein ähnliches Gerüst zu beobachten, es kann aber niemals entschieden werden, ob dieses eine mit dem lebenden völlig übereinstimmende Konfiguration besitzt.“

8. Die Färbung des Protoplasten und der ergastischen Gebilde der lebenden Zelle.

Von den Substanzen, welche aus einer die Zelle umgebenden wässerigen Lösung in das Zytoplasma eindringen können, also von dem Zytoplasma gelöst werden können, haben die im Wasser löslichen Farbstoffe deshalb ein besonderes Interesse, weil wir ihre Spuren oft direkt mikroskopisch verfolgen können. Es gibt, wie wir sehen werden, unter den technisch angewandten Farbstoffen solche, die vom Zytoplasma aufgenommen werden (hauptsächlich basische Farbstoffe) und solche, welche nicht aufgenommen werden (hauptsächlich saure Farbstoffe). Auch die vom Zytoplasma aufnehmbaren Farbstoffe sind darin in so kleiner Konzentration vorhanden, daß man niemals eine Färbung desselben durch die aufgenommenen Farbstoffe wahrnehmen kann. Lebendes Zytoplasma färbt sich mit keinem Farbstoffe. Wohl aber speichern viele ergastische Gebilde, welche in der äußerst verdünnten Lösung der Farbstoffe im Zytoplasma liegen, aus physikalischen oder chemischen Gründen die Farbstoffe oft energisch, so daß sie als stark gefärbte Ante in dem farblosen Zytoplasma liegen. Es scheint fast so, als könnten sich nur ergastische Gebilde im normalen, gesunden, lebenden Zytoplasma, welches Farbstoffe enthält, färben, nicht protoplasmatische Organe oder alloplasmatische Gebilde, doch sind, wie wir sehen werden, über diese Frage die Akten noch nicht geschlossen.

Stirbt der Protoplast ab, bilden sich also aus den Mionen vitülogene Substanzen, werden die kolloidalen Körper gefällt usw., so daß aus der optisch homogenen Lösung eine gröber gebaute Tröpfchengallerte entsteht, so erlangt das Zytoplasma die Fähigkeit, Farbstoffe energisch zu speichern. Pfeffer (1886—88, S. 276, Kap. XVII) geht auf die mutmaßlichen Gründe für das verschiedene Verhalten des lebenden und toten Protoplasten näher ein. Mit diesen das Zytoplasma betreffenden Verhältnissen wollen wir uns nun etwas näher beschäftigen und im Anschluß daran auch das Verhalten des lebenden Kernes gegen Farbstoffe behandeln.

Es soll hier unsere Aufgabe sein, die Färbung von Gebilden der lebenden Zelle durch Farbstoffe zu verfolgen, also haben

wir mit den Untersuchungen über „Vitalfärbung“ nur soweit etwas zu tun, als sie uns über den Zustand der zu färbenden Zelle sicheren Aufschluß geben.

Wie es sich mit dem Begriff „Vitalfärbung“ verhält, spricht Fischel gut aus. Er sagt (Enzyklopädie 1903, S. 349): Intravitale Färbungen, Färbungen intra vitam, vitale Färbung, Lebendfärbung. Mit diesen Ausdrücken wird im allgemeinen jede Methode des Färbens histologischer Elemente bezeichnet, welche erzielt wurden, ohne daß das betreffende Tier vorher getötet, und ohne daß es vorher mit irgendeinem anderen Körper als dem Farbstoffe selbst behandelt worden war. Ob es sich dabei auch um eine Färbung „lebender“ Zellelemente handelt, bleibt dabei ganz hingestellt. So spricht man z. B. auch von einer „vitalen“ Färbung der Nervenfasern mit Metylenblau, obzwar es mir sehr zweifelhaft ist, ob dieser Farbstoff wirklich auch unter allen Umständen den lebenden und völlig normalen Nerven zu färben vermag. Eine scharfe Definition des Begriffes einer „vitalen“ Färbung und demzufolge auch eine Einschränkung der Zulässigkeit der Anwendungsweise dieser Bezeichnung läßt sich allerdings kaum geben, und zwar deshalb, weil man ein absolut sicheres, morphologisches Merkmal des „Lebens“ histologischer Elemente nicht anzugeben vermag. Am zweckentsprechendsten dürfte es daher sein, unter den obigen Ausdrücken jene Färbungsarten zu verstehen, welche am lebenden Tiere mit Erfolg vorgenommen und von diesem, ohne ersichtlichen Schaden, längere Zeit hindurch ertragen werden können“.

Literatur über Vitalfärbung findet man:

Bei Galeotti 1894, S. 172, mit Referaten; in der Enzyklopädie der mikrosk. Technik, 1903, S. 359; bei Lee und Mayer, Grundzüge der mikr. Technik, Berlin 1910, S. 137.

Über die Theorien, welche über den Vorgang der Vitalfärbung aufgestellt worden sind, unterrichtet z. B. Höber (1914, S. 426 u. f.) und Evens und Schulemann (1914).

Es ist mehr als es bisher geschah zu betonen, daß die verschiedenen Zellarten einer Spezies sich durchaus nicht in jeder Beziehung gleich gegen ein und denselben Farbstoff verhalten müssen, daß wir also im Ziehen von Schlüssen über das allgemeine Verhalten der Zelle aus Einzeluntersuchungen sehr vorsichtig sein müssen.

Damit ein Farbstoff in der lebenden Zelle färbend wirken kann, muß er zuerst in die Zelle eindringen, und dann muß er dort von irgendeinem Gebilde der Zelle so stark gespeichert werden, daß er gegenüber der eingedrungenen Lösung deutlich gefärbt erscheint.

Selbstverständlich darf die Farbstofflösung, die man zur Färbung benutzt, die Zelle nicht zu sehr schädigen, da man sonst den färbenden Einfluß des Farbstoffes auf die einzelnen Gebilde des Protoplasten nicht in der noch lebenden Zelle beobachten kann. Man muß wegen der Giftigkeit der Farbstoffe meist mit sehr verdünnten Lösungen arbeiten.

Man hat also bei den Färbungsvorgängen an der lebenden Zelle zuerst das Eindringen der Farbstoffe zu berücksichtigen.

Über die Fähigkeit der künstlichen organischen Farbstoffe, in die lebende Zelle einzudringen, sind eine ganze Reihe von Untersuchungen gemacht worden, größtenteils zu dem Zweck, eine einheitliche Erklärung für das verschiedene Verhalten der Farbstoffe zu finden. Fassen wir nur das Tatsächliche ins Auge, was uns diese Arbeiten lehren. Die von den verschiedenen Forschern angewandten Methoden sind nicht gleich, vorzüglich sind die Kennzeichen, welche die Forscher für das Eindringen der Farbstoffe benutzt haben, verschieden.

Pfeffer z. B. benutzte hauptsächlich Spirogyra und Zygnema, sowie die Zellen der Epidermis und Haare der Wurzeln von Trianea, Lemna und Azolla (1886—88, S. 184). Als Zeichen für das Eindringen der Farbstoffe galten ihm hauptsächlich die Färbung des Zellsaftes oder die Entstehung farbiger Niederschläge in demselben, seltener die Färbung anderer Einschlüsse (hauptsächlich „Gerbsäurebläschen") im Zytoplasma. Eine schwache Färbung des Zellsaftes verstärkte er wohl durch Plasmolyse.

Fischel (1899) arbeitete mit Eizellen und Furchungszellen von Echinodermeneiern. Er betrachtet die Färbung von im Zytoplasma liegenden Körnchen, aber auch Schädigungen der Zellen, die sich durch baldiges Absterben oder anormale Entwicklung zu erkennen gaben, als Zeichen für das Eindringen der Farbstoffe in die Zelle.

Ruhland (1909) benutzte ähnlich wie Pfeffer hauptsächlich Spirogyra.

Küster (1912) ließ die Farbstofflösungen in den Tracheen von Blättern oder Achsen aufsteigen, brachte dann die Schnitte durch die Gewebe, in welche Farbstoff eingedrungen war, in Salpeterlösung und beobachtete, ob Farbstoff in den Zellsaft gelangt war.

In seiner zweiten Arbeit verwandte Ruhland für basische Farbstoffe die Epidermis der Zwiebelschuppen von Allium cepa und Spirogyra, für saure Farbstoffe untersuchte er Gewebe junger Pflanzen von Vicia faba, ähnlich wie Küster.

Benutzt man die eintretende Färbung der ergastischen Gebilde der Zelle als Indikator für das Eindringen der Farbstofflösung, so ist zu berücksichtigen, daß der Eintritt derselben nicht erkannt werden kann, wenn in den ergastischen Gebilden kein den Farbstoff speichernder Stoff enthalten ist. Man muß also mehrere Zellenspezies benutzen, wenn man ein einigermaßen sicheres Urteil darüber fällen will, ob ein Farbstoff in die Zelle eindringt. Benutzt man die Erkrankung der Zelle zur Aufstellung der Urteils, so muß man beachten, daß es wohl kaum einen Farbstoff gibt, der auf die Dauer nicht schädigt, daß also schließlich alle Farbstoffe vor dem Tode der Zellen eindringen, und daß nur die Zeit verschieden sein wird, nach der ein Eindringen der verdünnten Farbstofflösung beobachtet werden kann. Wenn man die Frage stellt, ob der Farbstoff in die „lebende" Zelle eindringen kann, so ist damit nicht die Frage berücksichtigt, wie er sich gegen die erkrankte und normale Zelle verhalte.

Wir können unterscheiden den normalen Zustand des lebenden Protoplasten, bei dem völlig reversibele Veränderungen der „Ein-

lässigkeit“ vorkommen können, bei dem der Protoplast aber nicht so geschädigt ist, daß der Protoplast relativ früh, also früher abstirbt, als er es unter den normalen Verhältnissen tun würde. Wir können ferner den erkrankten Zustand unterscheiden, nach dessen Eintreten die Zelle relativ früh absterben muß. Reversible Veränderungen sind studiert, doch ist wohl nicht immer untersucht worden, ob eine dauernde Schädigung eingetreten war. Von Einfluß auf die Einlässigkeit ist z. B. die Temperatur (Rysselberghe 1909), Wasserstoffsuperoxyd (Szucs 1913), Kohlensäure (Höber 1914, S. 444), Salzlösungen (Osterhout 1912).

Voraussichtlich werden auch die Farbstoffe reversibel, und sicher werden die giftigen leicht dauernde Schädigung, Erkrankungen des Protoplasten hervorbringen, die von Einfluß auf die Erscheinungen sind. Beide Zustände, den normalen und den kranken, können wir bei der „noch lebenden“ Zelle finden. Ihnen steht gegenüber der tote Zustand.

Es mögen nun einige Angaben aus der Literatur über die Fähigkeit der Farbstoffe, in die lebende Zelle einzudringen, angeführt werden, die für uns jetzt von Interesse sind. Zuerst will ich die Tabelle von Ruhland (1909, S. 31) mitteilen, auf welche wir uns bei den wenigen Angaben über Tatsachen beziehen, welche wir aus der hierher gehörenden Literatur noch entnehmen wollen, indem wir anstatt des Namens der Farbstoffe die Buchstaben und Nummern der Abteilungen angeben, um so die Stelle anzudeuten, die sie nach der ersten Arbeit einnehmen sollten. So heißt z. B. AIa Anilingelb, BIa Ponceaurot.

A. Basische Farbstoffe. Sämtlich aufnehmbar.

I. Gruppe: Azofarbstoffe: a) Anilingelb (16), b) Chrysoidin (17), c) Bismarckbraun (209).
II. Gruppe: Triphenylmethanfarbstoffe: a) Malachitgrün (403), b) Rosanilin und Pararosanilin nebst Salzen, Dahlia (426), c) Methylviolett (427), d) Methylgrün (455).
III. Gruppe: Pyroninfarbstoffe: a) * Rhodamin B (479).
IV. Gruppe: Oxazine: a) Prune pure (565), b) Nilblau (580).
V. Gruppe: Thiazine: a) Gentianin (587), Methylenblau (588), c) Methylengrün (589), d) Thioninblau (590), e) Toluidinblau (592).
VI. Gruppe: Azine: a) Toluylenrot (599), b) Safranin (611), c) Nigrosin (633).

B. Säure-Farbstoffe.

a) Sulfosäure-Farbstoffe. Im allgemeinen nicht aufnehmbar.
I. Gruppe: Azofarbstoffe: a) Ponceaurot, Orange G (25), b) Wollviolett S (40), c) Palatinscharlach (59), d) Palatinrot (68), e) Echtrot B (70), f) + Tropäoline 00 und 000 (97 und 103), g) + Methylorange (96), h) Azorubin (112), i) + Kongo G R (148), Echtbraun O N T gelbl. (156), k) Tuchrot 3 G A (165), l) + Bordeauxrot, Diphenylechtschwarz (214), m) Glyzinrot (217), n) Diphenylbraun B N (246), o) Oxaminmarron (248), p) Direktviolett R und N (256), q) Chicagoblau R (280), r) Chicagoblau B (309), s) Benzoazurin 3 G (314), t) Kongoechtblau B (369), u) Kolumbiaschwarz R (374), v) Kongorubin (236).
II. Gruppe: Triphenylmethanfarbstoffe: a) Säuregrün (411), b) Erioglauzin (412), c) + Fuchsin S (434), d) Säureviolett (435), e) Alkaliviolett 6 B (441), f) Bayrischblau (450).
III. Gruppe: Chinonoximfarbstoffe: a) Naphtholgrün (514).
IV. Oxylactonfarbstoffe: a) Dinitroanthrachrysondisulfosäure (543).
V. Gruppe: Thioxybenzylfarbstoffe: a) Primulin (644).

b) Andere Säure-Farbstoffe.

I. Gruppe: Nitrofarbstoffe: Aufgenommen wird: a) Martiusgelb (4). Nicht aufgenommen: b) Aurantia (2) (lipoidlöslich).

II. Gruppe: Azofarbstoffe. Nicht aufgenommen werden: a) Glycincorinth (216) und b) Chloramingrün B (385). c) Chromgrün (419) wird ebenfalls nicht aufgenommen, solange keine Schädigung eingetreten ist.

III. Gruppe: Pyroninfarbstoffe: a) Eosin, b) Erythrosin, c) Phloxin B (499), c) Rose bengale (5007), d) Galleïn (501), e) Cyanosin spritl. (496) werden sämtlich nicht aufgenommen.

C. Sonstige Farbstoffe.

Gruppe: Azofarbstoffe: a) Azophin G O (45) wird nicht aufgenommen.

Das Zeichen* bedeutet: sehr schwer eindringend, das Zeichen +, daß in einigen Fällen eine Aufnahme des Salzes festgestellt wurde. Die eingeklammerten Zahlen beziehen sich auf G. Schulz und P. Julius, Tabellarische Übersicht der im Handel befindlichen künstlichen organischen Farbstoffe, 4. Aufl.

Dazu ist aus der Ruhland'schen Arbeit noch zu erwähnen, daß er Lösungen von 1 : 200 000 bis 1 000 000 benutzte. Er sagt dann vom Anilingelb: „Ich möchte nur noch kurz auf Anilingelb hinweisen, das leicht in Olivenöl löslich ist, weil mit ihm schöne Lebendfärbung von Plasma möglich ist.“ Es scheint mir, daß da keine Lebendfärbung vorliegen konnte. Pfeffer (1886—88), der im allgemeinen Lösungen von 1 : 100 000 bis 1 : 400 000 anwandte, zeigt das Eindringen von AVb, AIIc, AIc, AIIb, AVIb, AIId, BaIg, BaIf, Cyanin; nicht aufgenommen wurden: AVIc, BaIIa, BaIi, Anilinblau, Phenolphtalein, Marineblau. Overton's Angaben sehe man bei Overton (1900) und Ruhland (1909, S. 7) nach. Höber (1909) macht S. 66 Angaben über das Eindringen von Farbstoffen in Spirogyra, S. 67 über das Eindringen in das Darmepithel des Frosches. S. 69 in die Blutkörperchen des Feuersalamanders. Ruhland (1912) findet unter anderem, daß basisches Viktoriablau B und 4R nicht eindringen, so daß also nicht alle basischen Farbstoffe eindringen könnten. Stark gespeichert wurde BaIa, nur wenig langsamer drangen ein z. B, BaIg, BaIIc; schwer drangen ein BaIId und BcIIIa; nicht z. B. BaIi, Anilinblau, Indulin. Er macht dann die Angabe, daß von Alliumzellen Chrysoidin R und Prune pure nicht in den Vakuolen, sondern im Plasma und im Kern gespeichert würden. Das kann sich wiederum nicht auf lebende Zellen beziehen.

Die Giftigkeit der Farbstoffe läßt sich meist durch starke Verdünnung derselben soweit herabdrücken, daß man ihre Speicherung durch Gebilde der Zelle, vor dem Eintritt des Todes der Zelle beobachten kann. Anders ist es aber mit der Frage, ob bei sehr giftigen Farbstoffen eine Färbung noch im normalen oder nur im erkrankten Zustand der Zelle beobachtet werden kann. Es wäre sehr erwünscht, wenn wir über die relative Schädlichkeit der Farbstoffe für die Zelle genau unterrichtet würden. Diese Schädlichkeit für eine Zellenart könnte vielleicht gemessen werden, wenn man feststellte, wie lange eine Zelle in Wasser und wie lange sie in einer Farbstofflösung bestimmter Konzentration am Leben bliebe. Daß eine Zelle noch lebt, erkennt man bei der Pflanzenzelle oft an dem Bestehen der Zytoplasmabewegung. Den Eintritt des Todes zeigt das Aufhören der Plasmolysierbarkeit der Zelle an.

Über das, was von der „Giftwirkung“ der künstlichen organischen Farbstoffe im allgemeinen bekannt ist, unterrichtet uns der Artikel von Fühner in dem noch nicht erschienenen Handbuch der experim. Pharmakologie von Heffter (1917). Man findet darin genauere Angaben über eine Reihe von Farbstoffen, und für uns sind besonders die Abschnitte Methylviolett, Cyanin, Methylenblau, Neutralrot, Safranin bemerkenswert. Man wird festhalten müssen, daß alle künstlichen organischen Farbstoffe mehr oder weniger giftig auf die Zelle wirken, und daß die Giftigkeit eines und desselben Farbstoffes für verschiedene Organismen verschieden ist.

Fischel (1899) hat für Echinodermeneier einiges über die Schädlichkeit von Farbstofflösungen beobachtet. Unschädlich und ergastische Gebilde färbend waren Neutralrot und Bismarckbraun, unschädlich und nicht färbend Indulin, Nigrosin, Safranin, Eosin. In Methylenblau (S. 484) entwickelten sich nur schwach gefärbte Eier bis zum späten Stadium, ähnlich verhalten sich Thionin, Fuchsin, Methylengrün. Schädigend wirkten Rubin S, Methylviolett, Cyanin.

Pfeffer (1886—88) sagt, daß Methylenblau schon in Konzentrationen von 0,001% giftig wirkt, Methylviolett schon in einer 10 mal verdünnteren Lösung. Przemycki (1897, S. 363) fand, daß Neutralrot, Nilblau auf verschiedene Organismen verschieden wirkte und führt Beispiele an.

Benutzt man sehr verdünnte Farbstofflösung, so ist eine diffuse Durchtränkung des Protoplasten durch die Farbstofflösung nicht zu bemerken. Erst durch die Bindung und Speicherung des Farbstoffes wird eine Färbung erkennbar.

Es hat nun bisher die Erfahrung gelehrt, daß das lebende Zytoplasma keinen Farbstoff speichert, weder das normale noch das kranke. (Pfefeer, 1886—88, S. 251). Die Angaben von Ruhland (1912), daß Chrysoidin R „Plasma“ färbt, können sich nicht auf lebende Zellen beziehen. Die Angabe über blaßrosa Tinktion des Protoplasmas von Opalina, die Przemycki (1897) macht, bezieht sich vielleicht auf eine diffuse Durchtränkung; Konzentration der Lösung und das Verfahren sind nicht genau angegeben. Vielleicht sind es auch kleine ergastische Gebilde gewesen, die die Färbungserscheinung veranlaßten.

Dagegen speichern im anscheinend normalen lebenden Zytoplasma liegende ergastische Gebilde der mannigfaltigsten Art Farbstoffe. Den meisten Wert haben Angaben über die Farbstoffspeicherung bekannter ergastischer Stoffe. Davon kann man zuerst die über das Volutin anführen. Palla (1893) und besonders Lauterborn (1881) sind zu erwähnen, die Mitteilungen machten, die beweisen, daß das Volutin in lebenden Zellen Methylenblau speichert.

Ferner sind die Angaben über die Farbstoffspeicherung im Zellsaft wichtig. Die Zellsafttropfen färben sich, wie besonders Pfeffer (1886—88) schön zeigte. Es sind dann immer den betreffenden Farbstoff bindende, manchmal mit ihm Niederschläge gebende Stoffe im Zellsaft vorhanden. Pfeffer gibt in vielen Fällen Gerbstoffe an.

Debeyre (1912) z. B. färbte die Allinante „Mitochondrien", der Unterkieferdrüsen des Kaninchens an lebendfrischem Material in einer Kochsalzlösung, die mit Janusgrün versetzt worden war (1 : 30 000). Außerdem sind sehr viele Angaben über die Färbung unbekannter Körner, Granula, Tröpfchen im lebenden Zytoplasma gemacht worden. Diese Ante sind so lange als ergastische Gebilde zu betrachten, als nicht der Beweis erbracht worden ist, daß ein bestimmtes dieser Ante ein alloplasmatisches Gebilde oder ein Organ ist. Als Beispiele für solche Angaben führe ich z. B. an:

Schultze (1886) färbte Granula in den Darmepithelzellen, indem er Frosch- und Tritonlarven ungefähr 1—8 Tage in Methylenblaulösung (1 : 100 000 und weniger) leben ließ.

Przemycki (Biol. Zentralbl. 1894, Bd. 14, S. 621) beobachtete Färbung von Einschlüssen durch Methylenblau an Infusorien.

Loisel (1898) färbte ergastische Granulationen und Vakuolen und „splérules coeusées" bei Spongien mit Kongorot, Methylenblau, Safranin, Bismarckbraun, Nigrosin usw.

Prowazek (1898) beschreibt die Färbung von Körnchen durch Neutralrot bei Paramäzien, die in der Farbstofflösung Teilungen eingingen.

Fischel (1899) zeigte die Speicherung des Neutralrotes durch Ante im Zytoplasma des Echinus-Eies.

Arnold (1913) sagt: „An Zellen, die meist neutralrot gefärbte Granula in größerer Zahl enthielten, nahm ich nicht nur amöboide Bewegungen und Ortsveränderungen, sondern auch den Vorgang der Phagozytose direkt unter dem Mikroskope wahr."

Pfeffer gibt an, daß die Färbung der ergastischen Gebilde zurückgehe, wenn die Zelle aus der Farbstofflösung herausgenommen werde. Ähnliches sagt Schultze (1896) von seinen Froschlarven.

Lebendes Zytoplasma speichert, wie gesagt, keinen Farbstoff; es ist auch möglich, aber durchaus noch nicht bewiesen, daß mit relativ unschädlichen Farbstoffen ergastische Gebilde des Zytoplasmas, ohne dauernde Schädigung der Zelle, in der normalen lebenden Zelle gefärbt werden können.

In manchen Fällen färbt sich der Kern in der sicher noch lebenden Zelle. Wenn der Farbstoff, der den Kern färbte, auch Einschlüsse des Zytoplasmas zu färben vermochte, so färbten sich diese vor dem Kerne.

Lauterborn sah z. B. in 0,01% Methylenblau erst die Volutinante, dann den Kern gefärbt werden.

Der ergastische Nukleolus des Kernes scheint dabei in der Färbung etwas vorauszueilen und besonders intensiv färbbar zu sein.

Pfeffer (1886—88) sah wenigstens bei Anwendung von Methylviolett den Kern in der lebenden Zelle nie gefärbt, aber er sagt doch, daß eine beginnende Färbung der Kernkörperchen zu erkennen gewesen sei, wenn die Plasmaströmung aufgehört hätte, also, wie es scheint, kurz vor dem Tode.

Lauterborn (1896) sagt, daß der Nukleolus bei der noch lebenden Zelle von Navicula sich intensiver mit Methylenblau färbe als das Linin und Chromatin. Nach Tantel (La Cellule 1898) färbt Methylenblau intravital bei den Larven von Triton nur den Nukleolus.

Aber es kann sich, wie gesagt, zuletzt auch der Kern selbst in der noch lebenden Zelle färben. Nach Campbell färbte sich in Methylviolettlösung der Kern, während das Zytoplasma strömte. Lauterborn (1896) fand in Methylenblaulösung den Kern noch lebhaft beweglicher Individuen blau gefärbt und zwar sowohl das Linin wie das Chromatin.

Schultze (1886) sah „eine schwach beginnende Kernfärbung" bei Zellen lebender Froschlarven. Bethe (1895) färbte die Kerne in lebenden Zellen der Ruderplättchen der Ctenophoren. Przemycki (1897) färbte hauptsächlich mit Neutralrot Kerne lebender Zellen, vorzüglich von Stentor, Balantium, Nyctotherus. Loisel (1898) sah Kerne von Schwämmen in wohl noch lebenden Zellen durch Neutralrot, Methylenblau, Nilblau gefärbt.

Dem gegenüber findet man mit mehr oder weniger Bestimmtheit die Behauptung vertreten, daß der Kern in der lebenden Zelle nicht gefärbt werden könne.

In der Enzyklopädie (1903, S. 354 u. 355) leugnet Fischel die Färbung zwar nicht ganz, aber ist doch für die Metazoen sehr geneigt, keine eigentliche Färbbarkeit des Kernes anzunehmen. Er sagt: „Bei Pflanzen und Protozoen scheint dies zweifellos möglich zu sein, bei Metazoen aber handelt es sich bei den vorliegenden Angaben aller Wahrscheinlichkeit nach entweder nur um eine einfache, diffuse Durchtränkung der Kernflüssigkeit mit der Farblösung oder aber überhaupt um keine Färbung des lebenden Kernes." „In keinem Falle liegt aber jene distinkte Färbung ganz bestimmter Elemente wie im Zelleibe vor, es handelt sich nur um eine diffuse Tingierung, welche z. B. die Chromatinschleifen nicht hervorhebt."

Lee und Mayer (1910, S. 136) sagen: „Bei richtigem Gebrauch färben sie manches im Zellplasma, jedoch wohl nie das Chromatin der Kerne, wenn sie dies färben, so ist das ein Zeichen des Todes."

Heidenhain (1907, S. 454) sagt: „Nun hat sich durch die Untersuchungen der neueren Zeit wenigstens für die Metazoen der fast unbestrittene Lehrsatz ergeben, daß bei genügenden Kautelen, besonders bei Anwendung entsprechend schwacher Farbstofflösungen, welche nur allmählich durch die lebenden Granula gespeichert werden und nicht mehr giftig wirken, der Kern unfärbbar ist." (S. 447.)

Für Metazoenkerne ist der Gegenbeweis gegen die Behauptung, daß sie nicht in der noch lebenden Zelle gefärbt werden können, schwer zu führen, auch mögen die Farbstoffe auf Metazoenzellen besonders giftig wirken. Allerdings ist kaum zu bezweifeln, daß die Kerne des Epithels und der Ruderplättchen der Cydippiden mit Methylenblau in noch lebenden Zellen gefärbt werden können, (Bethe 1895, S. 141), wenn auch die Bewegung der Geißelzellen kein Kennzeichen für den normalen Zustand der Zelle ist. Sicher aber ist es, daß es keine Eigenschaft aller Zellkerne ist, in der „noch lebenden" Zelle sich durch keinen Farbstoff zu färben.

Nach Lauterborns Angaben soll auch das Chromatin bei den Diatomeen färbbar sein. Es wäre eben die Frage noch genauer an verschiedenen Objekten zu prüfen, ob und wie in der noch

lebenden Zelle der Kernsaft, die Chromosomen und das Chromatin des sich teilenden Kernes sich färben lassen. Daß sich der Kern in der noch lebenden Zelle färben läßt, ist sicher. Aber es ist nicht durch exakte Versuche entschieden, ob der Kern nur in der „kranken" Zelle oder auch in der „normalen" Zelle irgendeinen Farbstoff speichern kann.

Schon Brand's (1881—82) Resultate scheinen an geschädigten Zellen gewonnen zu sein. Für die Vermutungen, daß der Kern nur in kranken Zellen gefärbt wird, sprechen ferner die Resultate der Untersuchungen von Pfeffer (1886—88) und von Campbell (1886—88), denn mit dem relativ ungiftigen Methylenblau fand keine Färbung des Kernes statt, mit dem relativ giftigen Methylviolett erhielt man gute Kernfärbungen in der lebenden Zelle. Freilich weiß man nicht, wie weit die Speicherungsfähigkeit des lebenden Kernes für die eine und die andere Farbe ins Spiel kommt.

Auch Przemycki's (1897) Untersuchungsresultate unterstützen die ausgesprochene Vermutung. Die Kerne von Stentor, Balantidum und Nyctotherus wurden relativ langsam gefärbt und die Tiere starben relativ bald ab, so daß man annehmen kann, die Farbstoffe seien überall in kranke Zellen eingedrungen.

Rost (1911) will für die Kerne normaler roter Blutkörperchen des Frosches zeigen, daß sie sich durch eine Reihe von Farbstoffen, die unfixierte Kerne toter Zellen zu färben vermögen, nicht färben, daß alle Blutkörperchen, in denen der Kern gefärbt wird, „geschädigt" sind.

Er spritzt meist 0,5 bis 1 ccm, meist einer 1proz. Farbstofflösung in den Lymphsack des Frosches und beobachtet die Färbung der Kerne der Blutkörperchen. Einzelne Kerne, die er für geschädigt infolge „der physiologischen Abnützung" (S. 371) erklärt, färben sich bei kleinen Dosen von Methylenblau, Thionin, Toluidinblau und Indigokarmin kräftig. Eine blasse Färbung der Kerne konnte er niemals bei der Hauptmasse der Blutkörperchen sehen, und sagt (S. 372): „Damit erscheint es mir sicher, daß auch diese blassen Kernfärbungen nur eine Färbung der geschädigten Zelle sind."

Es ist also nach den vorliegenden Tatsachen nicht ganz unwahrscheinlich, daß die Färbung des Zellkernes einer lebenden Zelle eine Schädigung derselben anzeigt, wobei es immer noch dahingestellt bleibt, ob diese in allen Fällen eine dauernde ist. Vielleicht tritt eine Schädigung der Zelle stets ein, sobald ein Farbstoff bis zum Kern gelangt.

9. Färberischer, mikrochemischer und makrochemischer Nachweis der in der Zelle vorkommenden Eiweißkörper.

A. Untersuchung der Zelle auf Eiweißkörper mittels Farbstoffen.

In erster Linie dienen die Färbungsmethoden in der Histologie zur Verdeutlichung der Strukturen der Zellen, welche oft, infolge der geringen Differenz im Lichtbrechungsvermögen der Zellbestandteile, ohne Färbung nicht oder schwer gesehen werden können.

Für diese Verdeutlichungen sind die Färbungsmethoden von allergrößter Bedeutung. Selbstverständlich muß man vorsichtig bei der Deutung der zustandekommenden Bilder sein. Man hat sich zu hüten, daß man leicht durch Färbung sichtbar zu machende Strukturen für besonders wichtig hält. Man muß sich hüten, alle mittels einer bestimmten Färbungsmethode darstellbaren Gebilde als biologisch gleichwertig zu betrachten (siehe z. B. das Kapitel VI, 2 C, b über die Chondriosomen). Man muß sich fragen, ob bei einer Fixierung und Färbung keine Kunstprodukte durch Fällung oder auch Ausscheidung von Farbstoffmassen entstehen, und hat immer die gefärbten Objekte zur Kontrolle auch lebend zu untersuchen oder mit verwandten lebenden zur Färbung benutzten Objekten zu vergleichen.

Bezüglich der Verwendbarkeit der Farbstoffe zur Erkennung und Unterscheidung der verschiedenen Eiweißstoffe, welche in der Zelle vorkommen, müssen wir ganz allgemein festhalten, daß keine der bisher benutzten Färbungsmethoden nur eine chemische Verbindung allein färbt. So verhält es sich sogar bei der schönen Fibrinfärbung nach Weigert (Enzykl. der mikr. Techn., S. 372). Weigert sagt: „Was nun die Bedeutung der Fibrinfärbung anbetrifft, so handelt es sich dabei nur insofern um eine Reaktion auf Fibrin, als eben gerade dieses hervorgehoben wird. Hingegen darf man ja nicht den Schluß machen, daß sich alles, was sich bei unserer Methode blau färbt, auch Fibrin sein müßte."

Ebenso verhält es sich mit der manchmal als eindeutig bezeichneten Elastinfärbung von Weigert. Michaelis (1910, S. 194) sagt mit Unrecht von ihr: „Diese absolut spezifische in ihrem Wesen eigentlich ganz unklare Färbung ist als mikrochemisches Reagens auf Elastin in hervorragender Weise zu brauchen."

So gibt es also keine einzige spezifische Färbungsreaktion auf irgendeinen Eiweißstoff und nur ganz wenige in einzelnen Fällen zur Unterscheidung zweier Eiweißstoffe mit benutzbarer Färbungsreaktion. Selbstverständlich würde es sehr zu begrüßen sein, wenn man Reaktionen stark farbiger Reagentien zur Erkennung der Individuen der Eiweißstoffe oder wenigstens zur Erkennung der Gruppenzugehörigkeit eines Eiweißstoffes benutzen könnte.

Aber die Schaffung brauchbarer Farbstoffreaktionen für Eiweißkörper wird durch einige Momente sehr erschwert, ja fast unmöglich gemacht. Zuerst müssen wir beachten, daß die Färbungen nicht allein Vorgänge sind, die durch die Gesetze beherrscht werden, welche dem Teil der allgemeinen Physik angehören, den man als Chemie bezeichnet, und es sehr schwer ist zu sagen, ob eine Färbung eines Bestandteiles der Zelle im einzelnen Fall ein chemischer Vorgang ist.

Wenn wir unter dem Namen „Färbung" den Vorgang des Haftens eines Farbstoffes an oder in einem Gebilde, so daß das Gebilde anders oder intensiver gefärbt erscheint, als vor der Einwirkung des Farbstoffes, verstehen, so sind ja offensichtlich die Ursachen der „Färbung" bei den verschiedenen Gebilden verschieden. Wenn Sudan III. einen Tropfen Fett färbt, oder Säurefuchsin einen Eiweißkristall, oder Fuchsin einen Nukleolus,

der aus einer Eiweißgallerte besteht, so sind die Vorgänge, die sich bei der Haftung des Farbstoffes abspielen, sicher nicht gleich und sicher nicht nur chemische. Es ist nicht zu bezweifeln, daß mechanische Adsorption (bei Eiweißkristallen z. B.), „starre Lösung" des Farbstoffes, Lösung des Farbstoffes in Solen, Lösung in Flüssigkeiten, chemische Bindung des Farbstoffes, jedes Moment für sich allein oder mehrere Momente verbunden miteinander, bei der Färbung wirken. Die Entscheidung darüber, welche Faktoren bei dem Zustandekommen einer Färbung mitwirken, ist nur von Fall zu Fall zu treffen. Zusammenstellungen und Literatur über das vorliegende Thema findet man z. B. in dem Handbuch der Biochemie von Oppenheimer bei Michaelis (1910, S. 193), in der Enzyklopädie der mikrosk. Technik (1903, bei Witt S. 309, Heidenhain S. 335, Fischel S. 349), bei Cohnheim (1911, S. 134) und bei Schwalbe (1907).

Daß nicht nur chemische Vorgänge bei der Färbung z. B. fester Objekte eine Rolle spielen, zeigen uns beispielsweise schon die Untersuchungen von Michaelis (Beiträge zur Theorie des Färbeprozesses; Pflüger's Archiv 97, 1903, S. 634 und ebenda 101, 1904, S. 183) über die Färbung der Zellulose. Er fand, daß sich Zellulose in der bräunlichen Lösung der Nilblaubase blau, wie das Nilblausalz, in der farblosen Lösung der Eosinsäure in Toluol rot wie die Eosinsalze färbte. Ebenso lassen z. B. die Untersuchungen von Freundlich und Losev (Zeitschr. f. physik. Chemie 59, 1907, S. 284, auch Dissertation, Leipzig 1907) über das Verhalten der Kohle zu Farbstoffen, bei der chemische Zerlegung der Farbstoffsalze stattfindet und zugleich die Farbstoffbasen so festgehalten werden, daß sie sich nicht durch Wasser lösen lassen, nicht vom chemischen Standpunkt verstehen (siehe auch Heine 1895/96).

Außer der Schwierigkeit, welche die möglichste Unschädlichmachung der physikalischen Einflüsse bei den Reaktionen bietet, tritt noch heute der Schaffung brauchbarer Färbungsreaktionen die Tatsache entgegen, daß genügend chemisch reine Eiweißpräparate kaum herzustellen sind.

Wollen wir nach für die Zellenchemie brauchbaren Färbungsreaktionen der Eiweißstoffe suchen und sie dann richtig anwenden, so müssen wir zuerst fragen, in welchem Zustand wir den auf Eiweißstoffe zu untersuchenden Protoplasten dem Färbungsverfahren unterwerfen wollen.

Vorzüglich sind dafür folgende Zustände, welche für den Färbungsprozeß ganz verschiedenes leisten, zu unterscheiden.

I. a) Normale lebende Zellen,
   b) kranke lebende Zellen.
II. a) Mit Alkohol fixierte Zellen,
   b) durch Kochen fixierte Zellen.
III. a) durch Formaldehyd, Chromsäure, Osmiumsäure usw. fixierte Zellen.

Über die Färbung der unter I angeführten Zustände haben wir im Kap. VII 8 geredet. Die unter III genannten Zustände sind erst in zweiter Linie zu verwenden, da die genannten und ähnliche Fixierungsmittel die Resultate der Reaktionen komplizieren.

Wir würden also am besten die mit Alkohol oder durch Kochen mit Wasser fixierte Zelle den Untersuchungen zugrunde legen, da in dieser die Eiweißstoffe mit wenigen Ausnahmen festgelegt und in einem bestimmten physikalischen Zustand befindlich sind.

Genau so wie die zur Untersuchung zu verwendende Zelle müßten wir nun die reinen Eiweißkörper in ihrem Verhalten zu Farbstofflösungen bestimmter Konzentration prüfen und zwar müßte dieses, um ungefähr dieselben Massenverhältnisse zu haben, unter Deckgläsern bestimmter Größe vor sich gehen, und die Eiweißkörper, welche vorher erhitzt oder mit Alkohol behandelt worden wären, müßten in Antengröße unter das Deckglas gebracht werden.

So würden die physikalischen Verhältnisse für die Versuche mit den Eiweißkörpern überall möglichst gleichartig sein, so daß das Verhalten eines bestimmten Eiweißstoffes gegen einen bestimmten Farbstoff dann vielleicht in ein oder dem anderen Falle zu seiner Erkennung brauchbar sein würde. Allerdings würde die Brauchbarkeit sich auch dann vorzüglich auf ergastische Gebilde der Zelle beziehen, denn in den Organen sind sicher außer den Eiweißstoffen noch andere Stoffe vorhanden, welche die Resultate trüben können.

Alle Versuche, die zur Charakterisierung des Verhaltens der Eiweißstoffe gegen Farbstoffe so und ähnlich angestellt wurden, leiden mit vielleicht ganz wenigen Ausnahmen daran, daß sie mit unreinen Stoffen gemacht wurden, oder daß die physikalischen Verhältnisse nicht genügend beachtet wurden, in denen sich die Versuchsobjekte und die zu untersuchende Zelle befanden.

Dennoch will ich einige hierher gehörende, besonders für die Chemie des Zellkernes interessante Arbeiten anführen und besprechen.

Alfred Fischer (1899), der in seinem Buch eine große Anzahl von wertvollen Beobachtungen bringt, versucht alle Färbungsvorgänge physikalisch zu erklären und kommt dadurch zu vielen falschen Schlüssen. Viele seiner Angaben haben auch für uns Interesse, da er vielfach mit Anten der Stoffe arbeitete.

Er benutzte zu seinen Untersuchungen Pepton von Grübler, Protoalbumosen von Grübler, Serumalbumin von Grübler, Eieralbumin von Grübler, Hämoglobin, Kasein, pflanzliches Conglutin, Nuklein aus Hefe von Grübler, Nukleinsäure aus Thymus von Kossel, Nukleinsäure aus Hefe von Grübler. Globuline und Nuklein wurden in 0,2proz. Kalilauge gelöst.

Von diesen Präparaten sind Hämoglobin und Nukleinsäure wohl annähernd reine Körper gewesen, vielleicht auch das Kasein. Interessant ist für uns wesentlich die Nukleinsäure, obgleich sie nicht im freien Zustand in der Zelle vorzukommen scheint. Fischer sagt darüber S. 67: „Nach meinen bisherigen Erfahrungen und aus den bereits S. 58 entwickelten Gründen zweifle ich, daß freie Nukleinsäure irgendwo in der Zelle sich so ansammelt, daß sie in fixierten Präparaten erkennbar werden müßte.“ Ferner: „Aus dem mitgeteilten wird man schon erkennen, daß die lebend so vergänglichen Chromosomen nicht aus reiner Nukleinsäure be-

stehen können, denn sonst könnten sie mit Alkohol nicht dauerhaft fixiert werden, ebensowenig mit Pikrinsäure. Außerdem färbt sich das Chromatin auch sehr gut, besonders bei Sublimatfixierung, mit wässerigem Säurefuchsin oder Lichtgrün und kann auch deshalb nicht aus reiner Nukleinsäure aufgebaut sein.“ S. 194: „Die Zellkerne sowohl, als das Nuklein unterscheiden sich aber doch wesentlich von der Nukleinsäure, denn diese ist total acidophob, jene färben sich auch gut mit sauren Farben, nur langsamer als mit den basischen.“

Die Nukleinsäure verhielt sich gegen Fällungsmittel (S. 42) folgendermaßen:

a) Keine Fällung: Stark verdünnte Essig- und Salpetersäure, Osmiumsäure, Kaliumbichromat, Altmann's Gemisch, Osmiumessigsäure (mit 1% Essigsäure).

b) Fällung bei jeder Reaktion, in Wasser löslich: Alkohol, Azeton, Pikrinsäure, starke Essigsäure, van Beneden's Alkohol-Eisessig.

c) Fällung bei jeder Reaktion, in Wasser unlöslich:

aa) Gerinnsel: Sublimat, Formaldehyd, Jodalkohol, starke Salpetersäure.

bb) Granula und chromosomenähnliche knorrige Gebilde: Chromsäure, Platinchlorid, Flemming's und Hermann's Gemisch. Zu dieser an Hefenukleinsäure gewonnenen Übersicht sind noch einige Bemerkungen erforderlich. Die Nukleinsäure war entweder in warmem Wasser mit natürlicher saurer Reaktion gelöst, die nötigenfalls durch einige Tropfen 2proz. Essigsäure verstärkt wurde. Alkalische Lösungen wurden mit 0,2, 0,5proz. Kali, mit 1- und 5proz. Ammoniakwasser hergestellt und zu Parallelversuchen ebenfalls angesäuert.

Fischer zeigt dann (S. 66), daß alle sauren Anilinfarben, in jeder Konzentration, die mit verschiedenen Fällungsmitteln erhaltenen Körnchen nicht färben (z. B. 2proz. Säurefuchsin, 2proz. Lichtgrün, 0,5proz. Indulin). Die sauren Farbstoffe färben jedoch, wenn man gewisse Zusätze zur Farblösung macht. So färbt folgende Lösung: 8 ccm 5proz. Eosinlösung + 1 ccm 1proz. Alaunlösung; ähnlich wirkt Zusatz von Schwefelsäure (S. 104). Z. B. wurde Hefenukleinsäure bei Zimmertemperatur tief schwarzblau gefärbt, als zu 1proz. Indulin 12 Tropfen 5proz. Schwefelsäure sukzessive beigemengt wurden (S. 105).

Von dem Verhalten der Nukleinsäure bei der Eisenalaun-Hämatoxylinfärbung sagt er: „Die Nukleinsäuregranula, sowohl der Thymus- als der Hefesäure, nehmen die Beize nicht an und können daher auch nicht mit dem wässerigen Hämatoxylin gefärbt werden, ein schwaches Rauchgrau ist das kräftigste, was sich erreichen läßt.“ Die Tatsache, daß sich sein Pepton und die Nukleinsäure bei den Färbungen ähnlich miteinander verhielten, ist hervorzuheben. Fischer sagt S. 194: „Die Tatsache, daß weder unter den untersuchten Eiweißkörpern, im weitesten Sinne, noch unter den natürlichen Objekten irgendein Fall totaler Basophobie aufgefunden worden ist, der der totalen Azidophobie der Nukleinsäure als anderem Extrem entspräche, kann nicht oft genug hervorgehoben werden. Auch die durch Fixierung mit schweren Metallverbin-

dungen erteilte sekundäre Adsorption richtet sich nur gegen die ganze Klasse der sauren Farben, während die ganze Gruppe der basischen Farben nicht getroffen wird. Nur das Methylgrün (Eisen, Chrom), dessen Launenhaftigkeit durch Boraxzusatz spielend zu überwinden ist, macht eine einstweilen nicht erklärbare Ausnahme. Wir würden also zu folgender Skala berechtigt sein. Es bedeutet 0 keine Färbung, + schwache Färbung respektive schwache Phobie, ++ optimale Färbung ohne Verlangsamung.

Primäres Adsorptionsvermögen.

	Basische Farben	Methylgrün	Saure Farben
Amphopepton	+	+	0
Nukleïnsäure	++	++	0
Nukleïn und Zellkerne	++	++	+
Albumose	++	++	++
Kasein und das meiste Zytoplasma	++	+	++
Albumin, Globulin	++	0	++
Hämoglobin	++	0	++

(Safranin nur +)“

Interessant ist für uns auch die Tatsache, daß Nukleinsäure mit Peptonum sicc. ex Alcohol praecip. von Dr. Grübler (Deuteroalbumose, hier Albumose kurz genannt) behandelt ihre Färbbarkeit total verändert. Es entsteht wohl eine Verbindung der Nukleinsäure mit Albumose oder Deuteroalbumose. Fischer sagt von ihr: „Mit wenigen Worten ist der sonderbare Erfolg der Albumoseimprägnation geschildert: Die Nukleinsäuregranula färben sich mit den wässerigen Lösungen aller sauren Farbstoffe ebenso schnell und ebenso intensiv, wie mit den basischen, die Azidophobie ist gänzlich vernichtet.“

Heidenhain (1902, S. 196 und Enzyklopädie 1903, S. 347) macht auch Mitteilung über das Verhalten der Nukleinsäure gegen freie Farbbasen. In der Enzyklopädie sagt er: „Das saure Prinzip der letztgenannten Eiweißkörper ist die Nukleinsäure, welche leicht in Wasser löslich ist. Gibt man zu einer 0,5proz. Lösung eine freie Farbbase, so entsteht sofort das nukleinsaure Salz derselben in der charakteristischen Färbung. Die farblose Base des Rosanilins färbt die Nukleinsäure sofort rot, die gelblichbräunliche Base des Neutralrots gibt ebenfalls sofort rote Färbung, die rubinrote Base des Nilblau schlägt durch Salzbildung nach blau um Entsprechend geben alle basischen Farbsalze mit Nukleinsäure Fällungen (A. Fischer), welche Verbindungen der Säure mit der Farbbase sein dürften.“ Man beachte übrigens das Urteil von Kanitz (1910, S. 250) über die Arbeiten von Heidenhain und die von Suida.

Bei allen Schlüssen über die Natur der in dem Protoplasten vorliegenden Eiweißkörper, die wir aus Färbungen der Zellbestandteile ziehen, auch bei Schlüssen über die basische und saure Natur der Eiweißkörper, der gefärbten Protoplasten müssen wir ganz besonders vorsichtig sein, wenn sie aus Erfahrungen gemacht werden, die an nicht nach der auf S. 484 besprochenen Methode behandelten Objekten gewonnen wurden. Wenn andere Fixagen,

Beizen, Färbung mit Farbstoffgemischen und Differenzierungsmittel angewandt werden, so entstehen so komplizierte Verhältnisse, daß die richtige Deutung der Färbungsresultate äußerst schwierig, ja manchmal unmöglich wird. Auch haben wir die Angaben über Azidophilie und Oxyphilie, die meist nur bedeutet, daß sich das Objekt mit einem seiner Konstitution nach saurem oder basischem Farbstoff färbte, mit dem entgegengesetzt gestimmten nicht, in dieser Beziehung genau unter die Lupe zu nehmen, wenn wir falsche Schlußfolgerungen vermeiden wollen. Besonders ist in allen Fällen zu beachten, daß zwei Körper chemisch nicht gleich zu sein brauchen, wenn sie sich nach zwei verschiedenen Färbemethoden mit dem gleichen Farbstoff gleich färben, und daß sie dann auch nicht die gleiche Azidität und Basizität zu haben brauchen. Ebenso kann ein und derselbe chemische Körper sich mit ein und demselben Farbstoff nicht färben oder färben je nach der angewandten Methode. Ich verweise z. B. auf das nachher zu besprechende Verhalten des Fettes gegen heiße und kalte Fuchsinlösung.

Bei der Untersuchung der Nichteiweißstoffe, über welche ich im Anschluß an unsere Besprechung der Eiweißstoffe nur ein paar Worte sagen will, vorzüglich derjenigen der ergastischen Einschlüsse der Protoplasten, kann die Berücksichtigung von deren Verhalten gegen Farbstofflösungen von Vorteil sein. So z. B. ist das Verhalten eines ergastischen Tröpfchens gegen Fettfarbstoffe für die Frage, ob dasselbe aus Fett bestehen kann, unter Umständen von Bedeutung.

Eine sehr dankenswerte Aufgabe, deren Bearbeitung viele falsche Schlüsse, welche aus dem Verhalten von Einschlüssen gegen Farbstoffe gezogen worden sind, aus der Wissenschaft entfernen würde, wäre die Untersuchung des Verhaltens von ihrer Zusammensetzung nach bekannten ergastischen Gebilden bei der Anwendung der in der Histologie gebräuchlichen Färbeverfahren auf die Protoplasten, in denen sie liegen und die Untersuchung der Stoffe in Antengröße mit diesem Färbeverfahren.

Versuche der Art hat Grimme (1902, S. 52) unter meiner Leitung mit den Einschlüssen der Bakterienzellen unternommen, und diese haben schon sehr reinigend auf die bakteriologische Literatur gewirkt. Aus seiner Untersuchung geht z. B. hervor, daß die Fetttropfen bei der gewöhnlichen Fuchsin- und Methylenblaufärbung farblos bleiben, aber in heißer Fuchsinlösung dunkelrot gefärbt werden können. Bei der Bungeschen Färbung und der Sporenfärbung von Möller werden die Fettropfen durch Fuchsin intensiv gefärbt.

B. Mikrochemische Untersuchung der Zelle auf Eiweißkörper.

Während der isolierte Zellkern, wie wir sehen werden, einer makrochemischen Untersuchung unterworfen werden konnte, bei der es sich herausstellte, daß Eiweißkörper im nukleolusfreien Zellkern vorkommen können, ist bisher isoliertes Zytoplasma und sind isolierte Trophoplasten noch nicht makrochemisch untersucht worden.

Es kann zuerst die Frage gestellt werden, ob in diesen beiden Organen Eiweißkörper zeitweilig oder immer vorkommen und sie würde mit ziemlicher Sicherheit durch mikrochemische Untersuchungen beantwortet werden können. Es müßten nur möglichst alle der uns zur Verfügung stehenden Eiweißreaktionen auf möglichst viele Spezies der beiden Organe angewandt werden.

Die mikrochemischen Reaktionen für Eiweißkörper sind im Kapitel VI, 2, B *a*, S. 62 zusammengestellt. In der Literatur finden sich nur wenige erwähnenswerte Angaben über Versuche, die für die gestellte Frage von Wert sind. Über das Zytoplasma macht Sachs (1862, S. 293) eine Angabe. Er sagt: „Sehr auffallend scheint es mir, daß sich die violette Färbung, also die Gegenwart albuminöser Stoffe niemals im fertiggestreckten Parenchym erkennen läßt, während sie in den Leitzellen der Gefäßbündel, in dem Gewebe der Vegetationspunkte und im jungen, noch in Streckung begriffenen Parenchym und in dem Gewebe der Kotyledonen und des Endosperms, so lange diese Reservestoffe führen, jederzeit mit Leichtigkeit zu erkennen ist. Obgleich nun das Plasma des fertiggestreckten Parenchyms mit Jod gelb oder gelbbraun wird, scheint der so reagierende Stoff doch nicht eiweißartig zu sein. In denselben Zellen findet man, so lange sie jung und noch im Wachstum begriffen sind, immer violette Reaktion.“.

Eine bemerkenswerte Angabe über die Pepsinreaktion des Zytoplasmas macht Zacharias in seiner Zusammenfassung über das mikrochemische Verhalten des Zytoplasmas (1910, S. 223). Er sagt: „Das Zellplasma quillt in verdünnter Salzsäure, nicht aber in Glaubersalzlösung. Es färbt sich in Essigkarmin verschwommen, schwach oder gar nicht. Nach der Behandlung mit verdünnter Salzsäure färbt es sich rot mit Methylenblau-Fuchsin *S*. In Magensaft quillt das Zellplasma, bleibt aber im wesentlichen ungelöst. Die Verdauungsrückstände erscheinen in verdünnter Salzsäure blaß und glanzlos, quellen nicht in Salzsäure von höherer Konzentration, Kochsalzlösung, färben sich hellrosa bis rosa mit Methylenblau-Fuchsin *S*, quellen oder lösen sich in Sodalösung verschiedener Konzentration und werden von halbprozentiger Kalilauge gelöst.“

Aus den Angaben Zacharias's über das Verhalten des Zytoplasmas zu Magensaft geht nur hervor, daß es eine ganze Anzahl von Eiweißkörpern nicht in größerer Menge enthält, nicht, daß Eiweißkörper darin enthalten sind.

Auch die Trophoplasten sind früher bezüglich des Vorkommens von Eiweißkörpern in der optisch homogenen Substanz der Organe nicht genau mikrochemisch untersucht worden. Wir wissen ja, daß verschiedene Arten von ergastischen Eiweißanten in den Trophoplasten vorkommen können und auf solche müßte bei der mikrochemischen Untersuchung jedesmal Rücksicht genommen werden, wenn die Resultate einwandfrei sein sollten.

Doch ist, wenn wir dieses Moment vorläufig unberücksichtigt lassen, zuerst die Angabe von Sachs zu verzeichnen (siehe Arthur Meyer, Dissert. 1883, S. 13), daß sich das Gerüst, welches nach Extraktion der Chloroplasten mit Alkohol bleibt, mit Kupfervitriol und Kalilauge violett, mit Salpetersäure und Kalilauge gelb färbe.

Eine Angabe, welche anscheinend ebenfalls das Vorkommen von Eiweiskörpern in den Trophoplasten anzeigt, finden wir bei Senn (1908, S. 58). Senn stellte Hormidium nitens und flaccidum 3 Tage lang in rotes und andererseits in blaues Licht. „Die mikrochemische Untersuchung ergab bei den rot kultivierten Fäden bedeutenden Stärkegehalt der Chromatophoren, aber sehr wenig Eiweißstoffe (mit Millons Reagens und mit Jodjodkaliumlösung festgestellt), bei den blau kultivierten Mangel an Stärke und eine bedeutende Eiweißmenge."

Die Angaben von Zacharias (1910, S. 223) sprechen auch dafür, daß in den Chloroplasten Eiweißkörper vorhanden sein könnten. Er sagt: „Die Chromatophoren. Die Leukoplasten der Epidermiszellen verquellen in verdünnter Salzsäure, Methylgrünessigsäure; desgleichen bis auf geringe Reste in Magensaft, 10proz. Kochsalzlösung und destilliertem Wasser. Sie färben sich in Methylenblau-Fuchsin *S* rot nach Behandlung mit verdünnter Salzsäure. Sie quellen nicht und färben sich blau mit Glaubersalzmethylgrünessigsäure. Die Chloroplasten werden bis auf beträchtliche Reste von Magensaft gelöst. Die Verdauungsreste quellen in 10proz. Kochsalzlösung.

Besonders sind die Arbeiten von Molisch, Lakon und Gertz wichtig. Molisch (1916) gibt an, daß mit der Biuretprobe, der Millonschen Reaktion und der Xanthoproteinreaktion, Eiweiß in den Chloroplasten nachgewiesen werden könnte. Er sagt S. 131: „Die makro- und mikroskopische Eiweißprobe lehrt, daß die Hauptmasse des Eiweißes der Blätter in den Chromatophoren steckt." Er verfuhr zur Gewinnung dieses Resultates so, daß er ganze Blätter in Wasser abkochte, dann mit Wasser auszog und hierauf die Reagentien auf die ganzen Blätter einwirken ließ. Aus der Tatsache, daß vergilbte Blätter, welche keine Chromatophoren mehr enthalten, die Reaktionen „gar nicht oder ganz schwach" (S. 128) zeigen, obgleich sie Kern und Zytoplasma enthalten, schloß er (jedenfalls beschreibt er die Resultate einer mikrochemischen Untersuchung der Chloroplasten nicht), daß die Hauptmasse des Eiweißes der Blätter in den Chromatophoren stecke.

Ganz beweisend ist Molischs Versuch für unsere Frage nicht, denn es könnten, abgesehen von der Frage, ob ergastische Eiweißante in den Chromatophoren vorkommen, die Zellkerne, die Nukleolen und das Eiweiß des Zytoplasmas an der Eiweißreaktion der Blätter bedeutenden Anteil nehmen, und es könnte das Nachlassen der Eiweißreaktion in den Laubblättern auch durch den Eiweißverlust dieser Organe mit bedingt sein. Hier kann nur mikrochemische Untersuchung der Organe selbst Entscheidung bringen.

Lakon (1916) kommt zu demselben Resultat wie Molisch durch Anwendung der von Molisch benutzten Reagentien auf ganze panachierte Blätter. Er benutzte hauptsächlich panachierte Blätter von Acer negundo L. und fand: „Der positive Ausfall der Reaktion mit scharfen Kontrasten zwischen grünen und albikaten Blatteilen zeigt, daß die ersteren sehr reich, die albikaten aber sehr arm an Eiweiß sind."

Dafür, daß diese Differenz allein oder vorzüglich durch die Chromatophoren veranlaßt wird, bringt auch er keinen genügenden Beweis.

Gertz (1917) kommt zu denselben Resultaten wie Lakon.

Um die Frage völlig zu klären, habe ich folgende Untersuchung angestellt. Ein am Vormittag von einer Pflanze von Tropaeolum majus, welche zur Entstärkung der Palisadenschicht der Blätter zwei Tage unter der Tablette des Gewächshauses gestanden hatte, gesammeltes, dunkelgrünes, erwachsenes Blatt wurde in 5 proz. Salpeterlösung plasmolysiert und dann folgendermaßen der Xanthoproteinreaktion unterworfen. Das Blatt wurde in siedendem 80 proz. Alkohol entfärbt, dann 4 Stunden in 16,5 proz. Salpetersäure und schließlich 5 Minuten in 3 proz. Ammoniak eingelegt. Das Abkochen mit Wasser, welches Molisch vorschreibt, wurde unterlassen. Das Blatt nahm eine sehr intensive Gelbfärbung an.

Ein feiner, mittels des Rasiermessers hergestellter Schnitt wurde dann 1,5 Stunden in ein Schälchen mit 16,5 proz. Salpetersäure gelegt und mit einem Zeiß'schen Apochromat 2 mm, Apert. 1,3 und Kompensationsokular 12 untersucht. Diese Optik war frei von Eigenfarbe und gestattete eine sorgfältige Prüfung der Färbung.

Der gut fixierte Protoplast war von der Membran abgehoben, so daß alle seine Bestandteile und Einschlüsse gut zu erkennen waren. Am deutlichsten gelb gefärbt erschien die Substanz der die Hauptmasse des Protoplasten bildenden, von Einschlüssen eiweißartiger Substanz freien Chloroplasten; viel heller gelb war die Substanz des Kernes und anscheinend auch die sehr dünne Schicht des Zytoplasmas gefärbt. Die wenigen, kleinen Allinante, die im Zytoplasma lagen, hielten in ihrer Färbung die Mitte zwischen Kern und Chloroplasten. Durch Zusatz von 0,25 proz. Ammoniak wurde die Färbung etwas dunkler, das Bild aber unklarer.

Ein Schnitt, welcher unter dem Deckglas 1 Stunde in Millons Reagens gelegen hatte, zeigte ganz entsprechende Färbungsintensitäten.

Daraus geht also mit Sicherheit hervor, daß die Gelbfärbung durch Salpetersäure und die Braunrotfärbung durch Millons Reagens fast ganz ausschließlich durch die Chloroplasten bedingt ist. Einschlüsse, Kern und Zytoplasma spielen keine wesentliche Rolle bei der makroskopischen Gelbfärbung. Die Annahme von Molisch war also den Tatsachen entsprechend. Sachs's, Molisch's und meine Resultate beweisen also sicher, das die Chloroplasten eine Substanz enthalten, welche die Millon'sche, die Biuret- und Xanthoproteinreaktion gibt. Es ist auch ziemlich sicher, daß es sich hier um Eiweißstoffe handelt. Denn wenn die Xanthoproteinreaktion und die Millonsche Reaktion auch von bestimmten Benzolderivaten und Alkaloiden, nicht nur von Eiweißkörpern, welche den Tyrosinkomplex enthalten, gegeben wird, so ist sie doch in Verbindung mit der Biuretreaktion recht beweisend für das Vorhandensein von Eiweißstoffen.

So ist es wohl sicher, daß die Chloroplasten Eiweißkörper in größerer Menge gelöst enthalten. Es wäre eine lohnende Aufgabe, diese Eiweißkörper makrochemisch zu charakterisieren.

Es ist ferner die Frage zu stellen, wie weit die in den Organen als ergastische Gebilde vorkommenden oder in den optisch homogenen Organen gelösten, mikrochemisch nachgewiesenen Eiweißstoffe auf mikrochemischem Wege als makrochemisch bekannte Eiweißspezies weiter bestimmt werden können.

Wir suchen zuerst die Frage zu entscheiden, wie weit es mikrochemisch möglich ist, die Zugehörigkeit eines Eiweißstoffes der Zelle zu einer größeren Gruppe von Eiweißstoffen festzustellen.

Zu dem Zweck sehen wir die gebräuchliche Einteilung der Eiweißstoffe in Gruppen an und führen die wichtigsten Gruppenreaktionen auf, welche für die Mikrochemie Bedeutung haben.

Die Eiweißstoffe sind im allgemeinen hochmolekulare, kolloidale, denaturierbare chemische Verbindungen, in denen immer einfache Eiweißstoffe (Proteine) enthalten sind, welche aus Aminosäuren aufgebaut sind. Eine Gruppeneinteilung der Eiweißstoffe würde am zweckmäßigsten nach rein chemischen Gesichtspunkten durchgeführt werden müssen, da aber unsere chemischen Kenntnisse von den Eiweißstoffen noch ungenügend sind, müssen wir einstweilen morphologische Eigenschaften, Löslichkeit, Fällbarkeit usw. als Prinzipien mitbenutzen, nach denen wir die bisher bekannten Eiweißstoffe in ein möglichst praktisches System bringen, welches ihre Übersicht erleichtert.

Das sagt schon aus, daß wir mit der Bestimmung der Gruppe, zu welcher ein Eiweißstoff gehört, um so mehr erreichen, je natürlicher die Gruppe ist, zu der er gehört, je fester sie schon auf die Kenntnis der Konstitution der Eiweißstoffe aufgebaut ist. Gut umschriebene Gruppen sind die der Proteïne und Proteïde, von Untergruppen die Albumine und Globuline, die uns wenig hier interessierenden Gruppen der Protamine und Histone. Sehr künstlich ist die Gruppe der Gerüstproteïne.

Wir besprechen nur die wichtigsten Gruppen, welche für die Botanik Bedeutung von unserem Gesichtspunkt haben, ein wenig genauer.

Proteïne (einfache Eiweißstoffe).

Albumine.
Pepsin. Löst völlig und schnell.
Trypsin. Löst sehr langsam (kaum).
Reines Wasser. Löst.
Schwache Salzlösungen. Lösen.
Verdünnte Säuren. Lösen.
Schwache Lösungen von Alkalien. Lösen.
70proz. Alkohol. Löst nicht.
Koagulation. Durch Kochen koagulierbar.
Farbenreaktion. Geben alle Farbenreaktionen der Eiweißstoffe.
Albumine sind neutrale Körper.

Globuline.
Pepsin. Löst ohne Rückstand (?).
Trypsin. Löst ohne Rückstand (?).
Reines Wasser. Löst nicht. Einige wenige pflanzliche Globoide löslich.
Schwache Salzlösungen (1—2 proz. NaCl, NH_4Cl, $MgSO_4$). Lösen nicht.
Verdünnte Säuren. Lösen nicht. (Cohnheim 1911, S. 188.) Stark verdünnte Säuren lösen. (Abderhalden 1911, S. 80).
Konzentrierte Säuren. Lösen.
Schwache Lösungen von Alkalien. Lösen.

70proz. Alkohol. Löst nicht.
Koagulation. Durch Kochen koagulierbar; pflanzliche Globuline durch Kochen schwer oder nicht koagulierbar.
Globuline sind Säuren.

Gluteline (Glutenin, Maisglutelin, Oryzenin).
Pepsin. Löst.
Reines Wasser. Löst nicht.
Verdünnte Säuren. Unlöslich. (Lassen sich durch verdünnte Säuren aber aus den Säuren ausziehen.)
Schwache Lösung von Alkalien. Lösen.
70proz. Alkohol. Unlöslich.
Koagulation. In heißem Wasser koagulierbar.
Farbenreaktionen. Gibt alle üblichen Farbenreaktionen.
Noch unvollständig bekannt und gereinigt.

Prolamine (Gliadin, Roggenprolamin, Hordein, Zein, Haferprolamin).
Liefern bei der Spaltung viel Prolin und kein Lysin.
Reines Wasser. Sehr schwer löslich bis leicht löslich.
Schwache Salzlösungen. Unlöslich bis schwer löslich.
Verdünnte Säuren. Etwas löslich.
Schwache Lösungen von Alkalien. Lösen.
70proz. Alkohol. Löst. Absoluter Alkohol löst nicht.
Koagulation. Durch Kochen koaguliert.
Verbinden sich mit Basen und Säuren.
Farbenreaktion. Geben alle Farbenreaktionen der Proteïne. Zein gibt nur die des Tryptophans und der Kohlehydrate nicht.

Histone.
Kommen nicht in Betracht, da sie anscheinend nicht frei im Organismus vorkommen.

Protamine.
Sind ebenfalls bisher nur als Bestandteile von Proteïden gefunden worden.

Gerüstproteïne.
Die Gruppe wird von Eiweißkörpern gebildet, die die Hauptmasse der Eiweißstoffe der tierischen Zwischensubstanzen ausmachen. Die Gruppe ist chemisch wenig einheitlich, obgleich bei Spaltung der Spezies der Gruppe meist Monoaminsäuren entstehen und Glykokoll unter den Spaltungsprodukten vorherrscht. Es ist nicht zu bezweifeln, daß die als Spezies aufgeführten Stoffe mehr oder weniger Gemenge mehrerer Stoffe sind. Für uns haben diese Eiweißstoffe keine Bedeutung, wir führen aber doch einige Reaktionen hierher gestellter Proteïne an, um die Verschiedenartigkeit der Spezies hervorzuheben.
Pepsin. Kollagen, Elastin, Ichthylepidin löslich. Fibroin unlöslich. Keratin kaum löslich.
Trypsin. Elastin, Ichthylepidin löslich. Kollagen, Keratin kaum löslich. Fibroin. unlöslich.
Wasser und Salzlösungen. Lösen nicht.
Verdünnte Säuren (5proz.) und verdünnte Alkalien (1proz.). Lösen kaum.

Proteïde.

(Verbindungen der Proteïne mit einem Körper, der kein Proteïn ist.)

Phosphorproteïde. (Vittelline, Caseïne).
Sehr verschiedenartige Eiweißstoffe, welche Phosphorsäure enthalten (von vielen hierher gestellten Verbindungen ist nur der P-Gehalt bestimmt; dabei kann manchmal der P auch von Verunreinigungen herrühren).
Pepsin. Spaltet einen phosphorhaltigen, stärker sauren, unlöslichen Komplex ab, der sich nur langsam löst.
Trypsin wirkt ebenso, nur schneller.
Reines Wasser. Löst nicht oder wenig.
Schwache Salzlösungen. In schwachen Salzlösungen sind sie unlöslich oder schwer löslich.
Verdünnte Säuren. 0,5proz. Salzsäure löst, Essigsäure braucht etwas größere Konzentration.

Schwache Lösungen von Alkalien. Lösen. 1 proz. Natronlauge spaltet Phosphorsäure ab.
70proz. Alkohol. Löst nicht.
Koagulation. Durch Kochen nicht immer koagulierbar.
Besitzen saure Eigenschaften.
Farbenreaktionen. Geben die gewöhnlichen Farbenreaktionen der Eiweißkörper.

Nukleoproteïde.

Sie bestehen aus Verbindungen der vier basischen Nukleïnsäuren mit Proteïnen.
Pepsin. Zerlegt die Nukleoproteïde in Proteïn, welches gelöst wird, und „Nukleïn", welches nur sehr langsam weiter angegriffen wird.
Trypsin. Ebenso, nur schneller wirkend.
Reines Wasser. Löst.
Schwache Salzlösung. Löslich (doch für wenige Spezies untersucht).
Verdünnte Säuren. Lösen nicht.
Konzentrierte Säuren. Lösen.
Schwache Lösungen von Alkalien. Lösen nicht.
70proz. Alkohol. Löst nicht.
Koagulation. Scheinen durch Kochen koaguliert zu werden.
Besitzen sauren Charakter.
Farbenreaktionen. Geben alle Farbenreaktionen der Proteïne.

Glykoproteïde (Eieralbumin, Muzine, Mukoïde).

Verbindungen des Glukosamin mit Proteïnen.
Eieralbumin.
Pepsin. Löst.
Trypsin. Löst sehr langsam.
Reines Wasser. Löst.
Schwache Salzlösungen. Lösen.
Verdünnte Säuren. Lösen.
Schwache Lösungen von Alkalien. Lösen.
70proz. Alkohol. Löst nicht.
Koagulation. Wird durch Kochen koaguliert.
Eieralbumin hat neutralen Charakter.
Farbenreaktionen. Alle Farbenreaktionen der Proteïne.

Muzine und Mukoide.
Pepsin. Löst.
Trypsin. Löst.
Schwache Lösungen von Alkalien. Lösen.
Koagulation. Durch Hitze nicht koagulierbar; denaturierbar durch Alkohol.
Besitzen sauren Charakter.
Farbenreaktion. Geben Biuretreaktion, Millon's Reaktion, Xanthoproteïnreaktion.

Überblickt man die makrochemischen Eigenschaften der verschiedenen Gruppen, so erkennt man, daß sich die Proteine und Proteide dadurch unterscheiden, daß sich die ersteren relativ leicht und ohne Rückstand in Pepsin lösen, während die Proteide zuerst einen Rückstand hinterlassen, der nur sehr langsam weiter von Pepsin angegriffen wird. Unter den Proteinen lassen sich Albumine und Globuline durch ihre Löslichkeit in reinem Wasser unterscheiden und durch die Löslichkeit in schwachen Salzlösungen. Die Prolamine unterscheiden sich von den beiden vorhergehenden Gruppen durch ihre Löslichkeit in 70proz. Alkohol. Unter den Proteiden könnte man die Phosphorproteide von den Nukleoproteiden durch ihr Verhalten zu reinem Wasser und schwachen Salzlösungen, in denen nur die Nukleoproteide leicht löslich sind, und durch das Verhalten zu verdünnten Säuren, in

denen die Nukleoproteide nicht, die Phosphoproteide aber löslich sind, unterscheiden. Die Glykoproteide sind von den Albuminen durch unsere Reagentien nicht zu unterscheiden.

Man darf nun aber nicht immer die makrochemischen Erfahrungen ohne weiteres zur Ableitung von mikrochemischen Verfahren verwenden, vielmehr gelangt man zu brauchbaren Verfahren im allgemeinen nur, wenn man mikroskopisch kleine Partikel der makrochemisch rein dargestellten Substanzen, um deren mikrochemische Charakterisierung es sich handelt, unter dem Mikroskop auf ihr Verhalten gegen die (genau nach Konzentration usw. bestimmten) Reagentien prüft und dieses Verhalten dann zur Grundlage der Methoden macht. Reine Eiweißstoffe sind aber, wie ich schon früher auseinandersetzte, nur sehr schwer herzustellen, ja die allermeisten der als chemische Individuen beschriebenen, aus Tieren und Pflanzen hergestellten Eiweißstoffe sind wohl noch Gemenge, die verschiedenen Präparate dieser Eiweißspezies deshalb meist nicht völlig gleich. Auch ist zu beachten, daß die makrochemisch dargestellten Eiweißindividuen oft noch mit Nichteiweißstoffen verunreinigt oder mit solchen verbunden, oft auch teilweise denaturiert sind, so daß sie sich dann anders verhalten wie die in der Zelle vorkommenden Ursubstanzen. Auch können bei der Darstellung durch die Mischung von Stoffen, die in der Zelle getrennt lagen, Verbindungen entstehen, welche in der Zelle nicht vorkommen.

Hat man auf Grundlage der mikrochemischen Versuche die mikrochemischen Eigenschaften eines reinen Eiweißstoffes festgelegt, und will man einen in der Zelle liegenden Eiweißstoff mit ersterem vergleichen, so muß man zuerst immer die unveränderte Substanz der lebenden Zelle zu den Reaktionen benutzen, da sich Verdaulichkeit, Löslichkeit usw. durch viele die Zelle abtötende Mittel verändern. Dann wird es aber gut sein, wenn man die Zellen bestimmte längere Zeit in Alkohol von 70 % einlegt und sie dann in reinem Wasser untersucht oder auch abgekochte Zellen und abgekochte reine Eiweißstoffe zu den Untersuchungen verwendet. Dadurch werden die Eiweißstoffe denaturiert und man stellt dann die Eigenschaften der denaturierten Stoffe fest und vergleicht sie mit den Eigenschaften der ebenfalls in gleicher Weise koagulierten Vergleichspräparate.

Die Ergebnisse der mikrochemischen Untersuchungen sind immer erst einer sorgfältigen Kritik zu unterwerfen, ehe man sie zu Schlüssen verwertet. Hauptsächlich sind folgende Punkte zu beachten. 1. Die mikrochemischen Reaktionen finden, wenn man sie mit lebendfrischen Zellen anstellt, immer in Beisein von zahlreichen in Zellsaft usw. gelösten Stoffen statt, z. B. Salzen, Gerbstoffen, Säuren, welche die Reaktionen beeinflussen können. 2. Die aus Eiweißstoffen bestehenden ergastischen Gebilde sind wahrscheinlich wie die Fettante und Kohlehydratante nicht aus einer Eiweißspezies gebildet, sondern Gemische zweier oder mehrerer verwandter Eiweißstoffe. 3. Die in optisch homogenen Organen des Protoplasten gelösten Eiweißstoffe sind vermutlich auch nicht einheitlich und dabei sicher mit so vielen anderen Stoffen gemischt,

daß ihre Reaktionen beeinflußt werden können. 4. Wir kennen sehr viele Spezies der Eiweißstoffe makrochemisch noch nicht und vermutlich auch manche Gruppe von Eiweißstoffen noch nicht, so daß unsere Reaktionen das Vorhandensein einer bekannten Gruppe vortäuschen können, und manche Reaktionengruppe auf keine bekannte Gruppe passen kann.

Es werden also schon danach die allermeisten mikrochemischen Resultate nur ganz bedingungsweise als zuverlässig gelten können. Vorzüglich sind aus den angegebenen Gründen die Resultate der Untersuchung der in den homogenen Organen der Protoplasten gelösten Eiweißkörper nur mit Vorsicht zu verwenden.

Vorerst sind aber auch kaum Vorarbeiten für eine exakte Mikrochemie der Eiweißstoffe im skizzierten Sinn gemacht worden, weil eben reine Eiweißstoffe fehlen, an denen man das mikrochemische Verhalten der Eiweißspezies genau feststellen könnte. Einige Versuche, die als Vorarbeiten für die Eiweißmikrochemie betrachtet werden können, finden sich in Kapitel VI. Dort ist auch die Untersuchung der Gürber'schen Kristalle des Serumalbumins mitgeteilt. Diese Kristalle bestehen aus einer infolge der Darstellungsweise entstandenen Schwefelsäureverbindung des Albumins und sind denaturiert. Ihre Reaktionen dürfen deshalb nicht ohne weiteres auf das naturelle Serumalbumin bezogen werden. Ferner ist Kapitel VI 2B, S. 62 die Makrochemie der Eiweißkristalle der Aleuronkörner der Samen von Bertholetia, behandelt. Von solchen reinen Stoffen muß man ausgehen.

Mit der Mikrochemie des Protoplasten hat sich nun besonders E. Zacharias sehr eingehend beschäftigt, welcher 1910 eine Zusammenstellung der bekannten Tatsachen, vorzüglich auch der Resultate seiner eigenen Untersuchungen gegeben hat. Wir wollen zuerst eine kurze Zusammenfassung dessen geben, was Zacharias auf S. 178—244 seiner Abhandlung über die somatischen Zellen der Pflanzen mitteilt.

Zacharias machte seine Versuche vorzüglich mit den folgenden Pflanzen, deren Namen ich zugleich die für sie in der Tabelle benutzte Abkürzung hinzufüge; Phajus (Ph) — Hyacinthus orientalis (H) — Leucojum aestivum (L) — Tradescantia virginica (T) — Arum italicum (A) — Weizenembryonen (W) — Cucurbita (C) — Primula sinensis (P) — Ranunculus lingua (R) — Irisendospermanlage (I) — Hemerocallis fulva (Hfulv) — Pollenmutterzellen von Larix (Lx) — Helleborus foetidus (Hfoet).

Er behandelte die Zellen mit einer Reihe von Reagentien, von denen für einige die Zusammensetzung hier mitgeteilt werden mag.

Verdauungsflüssigkeit: 1 Vol. Glyzerinextrakt aus Schweinemagen + 3 Vol. HCl von der Konzentration 0,28 Proz. HCl (S. 226, 184, 185). Ähnlich aus Hundemagen (S. 192). Dann auch 100 ccm 1prom. HCl + 0,1 g Pepsin von Brunengräber.

Verdünnte Salzsäure 0,1 Proz. (S. 179) oder zur längeren Einwirkung 2prom. HCl (S. 179).

Konzentrierte Salzsäure: 4 Vol. Salzsäure 1,19 + 3 Vol. Wasser (S. 180) oder 1 Vol. HCl + 1 Vol. H_2O (S. 229).

Methylgrünessigsäure: 1 g Eisessig + 100 Wasser, mit Methylgrün gefärbt.

Essigkarmin nach SCHNEIDER: Man fügt Karmin im Überschuß zu 45 proz. Essigsäure, kocht, filtriert.

Fuchsin S—Methylenblau: 1 Vol. (250 ccm H_2O + 0,25 g Fuchsin S) + 1 Vol. (250 ccm H_2O + 0,25 g Methylenblau).

Glaubersalzmethylgrün: 100 Wasser, 10 Glaubersalz, 1 g Eisessig, mit Methylgrün gefärbt.

Glaubersalzmethylgrünessigsäure: 1 Proz. Essigsäure, 10 Proz. Glaubersalz, ziemlich viel Methylgrün.

Glaubersalz-Fuchsin S—Essigsäure: Ebenso, nur mit Säurefuchsin gefärbt.

In der folgenden Tabelle sind nun die Reaktionen so gut es geht zusammengestellt, welche ZACHARIAS mit verschiedenen Reagentien an den durch die Buchstaben und Überschriften charakterisierten Objekten erhielt. Der Vollständigkeit wegen sind auch die von ZACHARIAS für die Nukleolen angegebenen Reaktionen mitgeteilt, obgleich sie hier nicht hergehören. Die beigestellten Zahlen bedeuten die Seiten der Arbeit. Die gesperrt gedruckten Angaben sind nach der auf S. 222 vom Autor selbst gemachten Zusammenstellung der allgemeinen Resultate gegeben. Zu dieser Zusammenstellung sagt ZACHARIAS: „Auch der folgende Versuch einer Zusammenfassung einiger Resultate ist nicht etwa geeignet, den Leser, der sich ein zutreffendes Urteil über den Sachverhalt bilden will, von der, allerdings ermüdenden Lektüre der ausführlichen Darstellung zu befreien. Hier ist unter anderem auch nachzusehen, inwieweit in den einzelnen Fällen auch Alkoholmaterial, nur frisches oder beides geprüft worden ist, und auf welche Objekte überhaupt im einzelnen die Versuche ausgedehnt worden sind."

Die von mir angeführten Notizen beziehen sich auf frisches Material und geben dann die Hinweise auf das weiter zu beachtende in der Seitenzahl.

Reagens	Grundmasse des Zellkerns
I. Nicht vorbehandeltes Material.	
1 Verdünnte Salzsäure	quillt
2 Magensaft	quillt (blasses Aussehen: Ph. 184; etwas gelöst 188)
3 Verdünnte Kalilauge	quillt, beim Erwärmen zerstört
4 Konzentrierte Salzsäure	bleibt erhalten
5 Glaubersalzlösung 10%	
6 Kochsalz 10%	
7 Destilliertes Wasser	quillt nicht (Vanilla 189)
8 Essigkarmin	gefärbt (Ph. 182)
9 Ammoniakalische Karminlösung	
10 Methylgrünessigsäure	
11 Glaubersalzmethylgrünessigsäure	
12 Glaubersalz-Fuchsin S—Essigsäure	
13 Sodalösung 10%	
II. Verdauungsrückstand (24 St. bei 30—32° — Ph. 185).	
14 0,5proz. Kalilauge	verschwindet
15 1proz. Sodalösung	verschwindet (nach 25 St.)
16 Konzentrierte Salzsäure	zartes Gerüstwerk bleibt
17 Methylgrünessigsäure	farblos (Ph. 184)
18 Essigkarmin	
19 Methylenblau-Fuchsin S.	
20 Kochsalzlösung 10%	nicht gequollen (Ph. 186)

Reagens	Grundmasse des Zellkerns
III. Nach Behandlung mit verdünnter Salzsäure. 3‰ Salzsäure 24 Stunden.	
21 Kochsalzlösung 10%	quillt nicht
22 Glaubersalzlösung 10%	quillt nicht
23 Methylenblau-Fuchsin S.	rot
24 Methylgrünessigsäure-Glaubersalz	quillt nicht
25 Ammoniakalische Karminlösung	
26 Glaubersalzessigsäure-Fuchsin S.	
27 Methylgrünessigsäure	
28 Essigkarmin	

Chromatinmassen	Nukleolus
I. Nicht vorbehandeltes Material.	
1 quillt nicht, scharf hervortretend (Ph. 183, C. 211)	1 quillt (Ph. 179, 183)
2 quillt nicht, tritt scharf hervor (Ph. 184, etwas gelöst, 188)	2 quillt (H. 202)
3 gelöst	3
4 gelöst, in einzelnen Fällen undeutliche Reste Ph. 180	4
5 nicht nachweislich gelöst (Ph. 183)	5 quillt nicht (Ph. 182)
6 quillt (Ph. 181)	6 quillt nicht (Ph. 181, H. 201: teilweise gelöst)
7 quillt (Ph. 181: vielleicht gel.)	7 quillt nicht (Ph. 181, V. 189) (W. 204 etwas anders.)
8 gefärbt (Ph. 180, quillt nicht, gefärbt)	8 quillt nicht, gefärbt (Ph. 181)
9 gefärbt	9 gefärbt (202)
10 gefärbt, ohne Quellung	10 färbt nicht
11	11
12	12 färbt (W. 207)
13 nicht mehr sichtbar (Ph. 184)	13 deutlich vorhanden
II. Verdauungsrückstand (24 St. bei 30—32° — Ph. 185).	
14 verschwindet Ph. 186, T. 197, R. 213)	14 verschwindet (R. 213, T. 197)
15 verschwindet (nach 24 St. (Ph. 186)	15 verschwindet nach 24 St. (Ph. 186)
16 verschwindet langsam (Ph. 185)	16 löst nicht völlig (Ph. 185)
17 intensiv gefärbt, quillt nicht	17 nicht gefärbt
18 gefärbt	18
19 blau (Ph. 185)	19
20 quillt, tritt aber nach Zusatz von Essigsäure wieder scharf hervor (Ph. 185)	20
III. Nach Behandlung mit verdünnter Salzsäure. 3‰ Salzsäure 24 Stunden.	
21	21
22	22 quillt nicht
23 blau (V. 189, A. 193, T. 195)	23 rot (L. 203)
24	24
25	25 quillt nicht, gefärbt
26	26 gefärbt
27 gefärbt, nicht gequollen	27
28 gefärbt (C. 211)	28

Zytoplasma	Chromatophoren Leukoplast
I. Nicht vorbehandeltes Material.	
1 quillt	1 verquollen
2 quillt, bleibt aber im wesentlichen ungelöst (Ph. 184)	2 verquollen bis auf geringen Rest
3	3
4	4 Violettfärbung bei Orchis 191.
5 quillt nicht	5
6	6 verquollen bis auf geringen Rest
7	7 verquollen bis auf geringen Rest
8 schwach oder nicht gefärbt (H. 202)	8
9	9
10	10 verquollen (T. 195)
11	11 nicht verquollen, blau
12 gefärbt (W. 207)	12
13	13
II. Verdauungsrückstand (24 St. bei 30—32° — Ph. 185).	
14 gelöst	14
15 gequollen oder gelöst (n. 24 St. T. 197)	15
16 nicht gequollen (erhalten bei T. 196)	16
17	17
18	18
19 hellrosa bis rot	19
20 nicht gequollen	20
III. Nach Behandlung mit verdünnter Salzsäure. $3^0/_{00}$ Salzsäure 24 Stunden.	
21	21
22	22
23 rot (kaum hellrot L. 203)	23 rot
24	24
25	25
26	26
27	27
28	28

Chromosomen sich teilender Kerne	Kopf der Lachsspermatozoiden[1])
I. Nicht vorbehandeltes Material.	
1 scharf hervortretend (J. 226, Hfulv 228)	1 schrumpft, tritt hervor
2 scharf hervortretend	2 Die Hauptmasse ungelöst
3	3
4 gelöst (Hfulv 229. Lx. 233) widerstandsfähig	4 glänzend und vakuolig
5	5
6	6 quillt, intensiv blau
7	7
8	8

[1]) Nach den Versuchen von ZACHARIAS, S. 159.

Chromosomen sich teilender Kerne	Kopf der Lachsspermatozoiden
9	9
10	10
11	11
12	12
13	13
II. Verdauungsrückstand (24 St. bei 30—32° — Ph. 185).	
14	14 quillt, nach 24 St. gelöst
15	15 quillt
16	16 langsam verblassend, nur wenige Reste zurücklassend
17	17
18	18
19	19 blau
20	20 quillt
III. Nach Behandlung mit verdünnter Salzsäure. 3‰ Salzsäure 24 Stnnden.	
21	21 quillt homogen
22 quillt stark oder löst sich (Lx. 233)	22
23 blau (J. 226)	23 blau (165)
24	24
25	25
26	26
27	27
28	28

Lassen wir vorerst den Zellkern beiseite, so müssen wir bezüglich des Zytoplasmas und der Chromatophoren von vorneherein betonen. daß Zacharias das Zytoplasma mit den in ihm enthaltenen ergastischen Gebilden zusammen untersucht hat, nicht optisch homogenes Zytoplasma allein, und daß er auch bei den Leukoplasten auf ergastische Gebilde, welche aus Eiweißstoffen bestehen, nicht geachtet hat. Dazu kommt, daß man bei den toten protoplasmatischen Organen nicht weiß, was neben den in ihnen eventuell vorkommenden Eiweißstoffen noch an anderen, wahrscheinlich uns gänzlich unbekannten Stoffen vorhanden ist, so daß z. B. ein bei der Pepsinverdauung bleibender Rest durchaus kein „Nuklein“ zu sein braucht.

Vielleicht können wir aus den von Zacharias angeführten Reaktionen, vorzüglich aus dem Verhalten zu Pepsin und zu konzentrierter Salzsäure schließen, daß das Zytoplasma weder eine größere Menge von Proteiden noch von Nukleoproteiden enthält. Über die Trophoplasten können wir selbst solche Aussagen auf Grundlage der von Zacharias gegebenen Tatsachen nicht machen.

Auch Zacharias hat nur sehr vorsichtige Schlüsse über die chemische Zusammensetzung der von ihm untersuchten morphologischen Bestandteile des Protoplasten gemacht. Er sagt zuerst S. 223: „Überblickt man im allgemeinen die Lokalisation der im weitesten Sinne des Wortes zu den Eiweißkörpern gehörigen Stoffe (von den Spermatozoen wird hier abgesehen), so ergibt sich, daß in künstlichem Magensaft (bei dem von mir eingehaltenen Verfahren) lösliche Stoffe zu einem wesentlichen Teile die Masse

der Nukleolen und Leukoplasten bilden. Übrigens sind diese Stoffe in geringerer Menge verbreitet. Die Hauptmasse der Chromatinkörper besteht aus Kernnuklein, diejenige des Zellprotoplasma aus Plastin. Übrigens findet sich Plastin noch in den Formbestandteilen des Zellkernes und in den Chromatophoren."

Dazu ist zu bemerken, daß sich Zacharias selbst klar darüber ist, daß sein Name „Plastin" wenig bedeutet. Er sagt S. 224: „Die Angaben über Darstellungsweise und Eigenschaften dieser Präparate, namentlich des Plastins von Reinke sind nicht so bestimmt und detailliert, daß sie als sichere Grundlage für die mikroskopische Forschung dienen können." Und S. 157: „Es mag betont werden, daß durch die Zusammenfassung von Substanzen unter dem Namen Plastin über den Grad ihrer chemischen Verwandtschaft nichts ausgesagt werden soll." Zacharias versteht unter „Plastin" in der Tat nur die Verdauungsreste, welche von den in der Tabelle angeführten Zellbestandteilen, mit Ausnahme des „Chromatins", zurückbleiben. Er sagt S. 188: „Die durch die geschilderten Reaktionen ausgezeichnete, nach der Verdauung zurückbleibende Substanz der Chromatinkörper habe ich, wie weiter oben ausgeführt wurde, früher als Nuklein oder Kernnuklein bezeichnet, die Verdauungsreste der sonstigen Formbestandteile der Zelle aber Plastin genannt. Bei allen diesen Substanzen dürfte es sich um Verdauungsreste verschiedener Nukleoproteide und Nukleoalbumine handeln, wenn auch selbstverständlich nicht ausgeschlossen ist, daß hier auch andere unverdauliche Stoffe in Betracht kommen können."

Das Wort Plastin sagt also gar nichts über die chemische Zusammensetzung der betreffenden Gebilde aus, ist ganz gleichwertig mit „Verdauungsrest", und der Schluß, daß die Verdauungsreste Nukleo- oder Phosphorproteide sein könnten, ist gewagt.

Der Ausspruch von Zacharias, „Die Hauptmasse der Chromatinkörper besteht aus Kernnuklein", bedarf ebenfalls einer besonderen Besprechung. Zuerst bedeutet „Chromatin" bei Zacharias wie bei jedem logisch verfahrenden Biologen, nichts weiter als die Stoffe, aus denen die besonders leicht mit Farbstoffen zu tingierenden Bestandteile der Chromosomen der sich teilenden Zellkerne bestehen. Chromatin gibt es also nur in den Chromosomen, und Zacharias spricht wohl nur deshalb von Chromatinmassen der ruhenden Kerne, weil er der Meinung ist, daß die sich färbenden Stoffe in den ruhenden Kernen den Chromatinstoffen der Chromosomen gleich sind.

Diese Chromatinsubstanz ist nun nach Zacharias „Kernnuklein". Unter Kernnuklein versteht aber Zacharias „eine Substanz mit den Eigenschaften des löslichen Nukleins von Miescher" (S. 156). Seite 152 sagt er genauer: „Als Nuklein habe ich diejenige Substanz bezeichnet, welche mit dem löslichen Nuklein Miescher's in ihren Reaktionen übereinstimmt."

Was ist nun das Nuklein Miescher's?

Miescher, welcher den Namen Nuklein (1871) bildete, bezeichnete mit dem Namen „lösliches Nuklein", einen durch Sodalösung aus den Kernen der Eiterkörperchen ausgezogenen, mit

Salzsäure gefällten Stoff (Stoffgemisch), aber auch den in gleicher Weise aus ihnen mit Pepsinsalzsäure erhaltenen Körper, der nach ihm phosphorhaltig war. Es war dieses sicher kein reiner Körper. 1892 hat Lilienfeld (nach Kossel) eine Charakteristik des Nukleins gegeben, welche uns die seit 1871 eingetretene Änderung des Begriffes „Nuklein“ demonstrieren kann.

Lilienfeld (1892, S. 130) sagte: „Mit dem Namen „Nuklein“ werden sehr viel Substanzen bezeichnet, welche voneinander grundverschieden sind. Auch sind die wechselseitigen Beziehungen von Nukleoalbumin, Nuklein und Nukleinsäure vielfach Gegenstand von Mißverständnissen gewesen. Bevor ich meine Beobachtungen, welche diese Substanz betreffen, dartue, muß ich darlegen, was ich unter dem Nuklein verstehe.“

„Eine gute und klare Definition dieses Körpers tut not und ist nicht leicht zu geben. Als ich ihn um seinen Rat ersuchte, hatte Herr Prof. Kossel die Güte, mich durch die Mitteilung eines neuen, bisher unbekannten Schemas zu belehren und stellte mir dasselbe für vorliegende Arbeit freundlichst zur Verfügung.“

„Nukleoalbumin (unterhalb 1% P) in Säuren löslich. Zerfällt bei der Pepsinverdauung in:

Nuklein (3—4% P) in Säuren unlöslich.

Eiweiß (Pepton) zerfällt bei der Behandlung der alkalisch-alkoholischen Lösung mit Säuren in:

Nukleinsäure (9—10% P).

Eiweiß zerfällt beim Erhitzen mit verdünnter Mineralsäure in:

Phosphorsäure, Nukleinbasen, Kohlehydrat.“

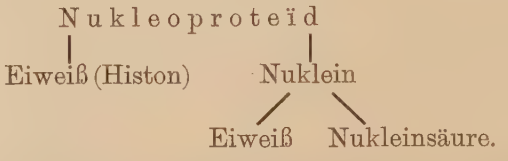
„Das Nukleoalbumin zerfällt durch Pepsinsalzsäure in Eiweiß und Nuklein. Das Eiweiß geht allmählich als ein peptonartiger Körper in die Lösung über und der Bodensatz besteht aus Nuklein.“

„Die allgemeinen Reaktionen der Nukleine sind die folgenden: In Alkohol und Äther sind sie unlöslich, fast unlöslich in Wasser, unlöslich in verdünnter Mineralsäure; von Pepsinsalzsäure sind sie sehr schwer angreifbar. Hingegen sind sie leicht löslich in verdünnten Lösungen kaustischer Alkalien, Ammon, konzentrierter Salzsäure und konzentrierter Salpetersäure. Im frisch gefällten Zustand sind sie löslich in Soda und phosphorsaurem Natron; bei längerem Stehen nicht mehr. Kochsalzlösungen bewirken eine eigentümliche Aufquellung zu sehr zähen Gallerten. Mit Jod geben sie Gelbfärbung, mit Millons Reagens Rotfärbung. Die durch die verdünnten alkalischen Flüssigkeiten bewirkte Quellung wird durch Säurezusatz wieder aufgehoben.“

Nach dieser Definition ist ein „Nuklein“ ein Körper (oder ein Stoffgemisch?), welcher bei Behandlung eines Nukleoalbumins mit Pepsinsalzsäure neben Pepton frei wird und ungelöst bleibt.

Jetzt müssen wir statt Nukleoalbumin sagen Nukleoproteïd, da man die Nukleinsäure enthaltenden Proteïde heute so bezeichnet. Sonst ist die Definition heute noch gültig.

Wir wissen nun, daß unter allen Nukleoproteïden nur der Paarling der Nukleinsäure in den Verbindungen der Nukleinsäure mit den Protaminen und Histonen bekannt ist. Kein anderer in den Nukleoproteïden vorkommender Paarling der Nukleinsäure ist isoliert (Cohnheim 1911, S. 308). Die Nukleohistone und Nukleoprotamine zerfallen durch 0,8proz. Salzsäure in die Basen und die Säure; dieses geschieht anscheinend bei anderen Nukleoproteïden nicht. Cohnheim sagt S. 309: „Bei allen Spaltungen wird nun niemals die Nukleinsäure von dem Eiweiß abgespalten, sondern eine Verbindung der Nukleinsäure mit einem weiteren Teil des Eiweiß, ein sogenanntes „Nuklein“. Es sieht danach so aus, als sei die Nukleinsäure mit zwei Teilen Eiweiß verbunden, von denen der eine leicht, der andere schwer abzutrennen ist. Lilienfeld (1892, S. 128) hat dies durch folgendes Schema ausgedrückt:



Dazu ist indessen zu bemerken, daß die Nukleine noch viel schwerer rein zu erhalten sind als die Nukleoproteïde, und daß man daher noch leichter Gemenge oder Kunstprodukte bekommen kann.“

Weiter sagt Cohnheim: „Wenn die Nukleoproteïde mit Pepsinsalzsäure verdaut werden, so zerfällt das Eiweiß in Albumosen und Peptone, das Nuklein dagegen fällt aus. Die Eigenschaft, mit Pepsinsalzsäure einen Niederschlag zu bilden, die zu ihrer Entdeckung geführt hat (Miescher 1871, S. 441), ist neben dem Gehalt an Phosphor und an Purinbasen charakteristisch für die Nukleoproteïde. Doch haben Milroy (Z. f. physiol. Chem. 22, 1896, S. 307) und Umber (Z. f. klin. Mediz. 43, 1901) gezeigt, daß durch gute Pepsinsalzsäure immer auch ein beträchtlicher Teil der Nukleinsäure gelöst wird. Der Niederschlag kann nach Umber reine Nukleinsäure sein, meist ist er noch eiweißhaltig und wird als Nuklein bezeichnet. — Die Nukleine stehen, wie genetisch, so auch in ihren Eigenschaften in der Mitte zwischen den Nukleoproteïden und der Nukleinsäure; chemische Individuen sind sie gewiß nicht.“

Man sieht aus alledem, daß die Nukleine sehr zweifelhafte chemische Individuen sind. Es sind wesentlich Verdauungsreste bezüglich ihres Paarlings unbekannter Körper vom Charakter der Nukleoproteïde, welche Nukleinsäure enthalten sollen oder enthalten. Sie bestehen manchmal aus Nukleinsäure, manchmal wohl aus einem Gemisch dieser mit verschiedenen Eiweißkörpern, oder Verbindungen von Eiweißkörpern mit Nukleinsäure. Kein „Nuklein“ ist genau untersucht.

Diese Auseinandersetzung war nötig, damit der Leser den in der Literatur so oft vorkommenden Namen Nuklein nicht mit Vertrauen betrachtet, daß er daran denkt, daß er mit dem Namen Nuklein in eine noch ganz dunkle chemische Region geführt wird.

Weiter heißt es dann bei Zacharias (Bot. Zeitung 1882, S. 652): „Dabei ist allerdings in Betracht zu ziehen, daß man, wie Miescher: (Die Spermatozoen einiger Wirbeltiere; Verh. d. naturf. Ges. in Basel, VI. Heft, I, 1874, S. 19) sehr richtig bemerkt, bei der Aufsuchung des Nukleins in den Geweben die gewöhnlichen histochemischen Reaktionen, Verhalten gegen Lösungsmittel usw. nicht als letzte Instanz wird anrufen dürfen. Die Vergleichung des so resistenten Stiersamens mit dem in Wasser verquellenden Karpfensperma zeigt, daß tiefgreifende Verwandtschaft der chemischen Struktur mit den größten Unterschieden im äußeren Verhalten Hand in Hand gehen kann. Man wird, wo es irgend angeht, sich den Rücken durch Elementaranalyse decken müssen. Eine endgültige Entscheidung darüber, ob die auf Grund mikrochemischer Reaktionen von mir als Nuklein — bezeichneten Substanzen wirklich mit den von Miescher — untersuchten Substanzen identisch sind, wird demnach makrochemischen Arbeiten vorbehalten bleiben."

Die von Miescher angegebenen mikrochemischen Reaktionen der äußeren Partie der Lachsspermatozoen, welche die Charaktere des Zachariasschen Kernnukleins in erster Linie bilden, sind die folgenden:

Verdünnte Salzsäure 0,1 % oder Essigsäure: stark quellend.

10 proz. Kochsalzlösung: quillt oder verblaßt.

Nach Extraktion der Köpfe mit 1—2 proz. Salzsäure tritt keine Quellung in Kochsalzlösung ein, dagegen geringe Quellung in destilliertem Wasser (S. 195).

Dann hat Zacharias die Eigenschaften der Köpfe noch selbst genau untersucht mit den in der Tabelle angegebenen Resultaten.

Zacharias sagt also, daß die von ihm als aus Kernnuklein bestehend bezeichneten Gebilde alle die von ihm für die Lachsspermaköpfe angegebenen Reaktionen geben, behauptet aber nicht, daß sie aus dem chemischen Stoffe beständen, welcher von Miescher als lösliches Nuklein bezeichnet wurde.

Es erscheint ja auch nach den bisherigen makrochemischen Erfahrungen unwahrscheinlich, daß die pflanzlichen Zellkerne alle denselben Proteïnkörper enthalten sollten wie die Köpfe der Lachsspermatozoiden. Wissen wir doch, daß die Köpfe der verschiedenen Spermatozoiden wahrscheinlich verschieden zusammengesetzt sind. Das Lachssperma enthält nukleinsaures Protamin, aus dem Heringssperma erhielt man nukleinsaures Clupein, aus dem des Seeigels nukleinsaures Arbacin, aus dem Stiersperma eine Verbindung der Nukleinsäure mit einem Eiweiß.

Da es scheint, als enthielten viele Kerne Nukleoproteïde, so ist es recht interessant, daß die Kerne einer Reihe von Pflanzenzellen einige mit den Reaktionen der Köpfe des Lachsspermas übereinstimmende Reaktionen geben. Vielleicht darf man schließen, daß diese Reaktionen von vielen Nukleoproteïden geteilt werden, oder daß in den Chromosomen einander sehr ähnliche Nukleinsäureverbindungen vorkommen, welche noch nicht einmal bei der

Darstellung makrochemischer Verbindungen rein zum Vorschein zu kommen brauchten.

Wir dürfen wohl sagen, daß die Untersuchungen von Zacharias es bis zu einem gewissen Grad wahrscheinlich gemacht haben, daß Nukleinsäureverbindungen in den „Chromosomen“ und den sich ähnlich wie diese in mikrochemischer Beziehung verhaltenden sich leicht färbenden Körnern usw. der ruhenden Kerne vorkommen.

Vielleicht ist es nicht ohne Interesse, wenn ich hier auch das Urteil von Cohnheim (1913, S. 150) wiedergebe, welcher sagt: „Da die den Zellkern mikroskopisch charakterisierenden Gebilde basophil, d. h. Säuren sind, kann es keinem Zweifel unterliegen, daß das Chromatingerüst des Kernes in der Hauptsache aus sauren Nukleinstoffen besteht. Ob diese freilich Nukleoproteïde sind, oder ob das Chromatin Nukleinsäure ist, während die ungefärbte Zwischensubstanz Eiweiß enthält, das ist augenblicklich weder chemisch noch mikroskopisch zu unterscheiden.“

Demgegenüber mache ich auf die Auseinandersetzung Fischer's über das Vorkommen der freien Nukleinsäure in der Zelle aufmerksam, die ich in Kapitel VII, 9 A, S. 484 mitgeteilt habe.

C. Die makrochemische Untersuchung des Protoplasten.

Die Zellen bestehen, wie wir gesehen haben, aus den optisch homogenen Organen des Protoplasten, den alloplasmatischen Gebilden und den ergastischen Gebilden, welche entweder von dem Protoplasten ausgeschieden worden sind, oder in den Organen abgelagert wurden. Uns interessiert hier zuerst die Frage, welche Stoffe die Makrochemie in den homogenen Organen aufgefunden hat.

Die Makrochemie kann die Frage nach der Zusammensetzung der optisch homogenen Organe kaum direkt lösen, da es ihr nur selten möglich ist, die optisch homogene Substanz des Protoplasten von den ergastischen Gebilden völlig zu trennen. Sie muß jedenfalls bei ihrer makrochemischen Untersuchung, wenn ihre Arbeit für die Biologie von größerem Wert sein soll, die Morphologie der Zelle kritisch berücksichtigen und zuerst nach Mitteln suchen, den ganzen Protoplasten oder die einzelnen Organe und alloplasmatischen Gebilde, die sie verarbeitet, von den ergastischen Gebilden möglichst zu befreien oder die ergastischen Gebilde zu isolieren und zu analysieren und die gefundenen Stoffe am Schluß der Untersuchung von dem Gesamtresultat in Abzug zu bringen.

Die sehr verbreitete Meinung, daß die Eiweißkörper die für das Leben bedeutungsvollste Substanz in den Organen des Protoplasten seien, beherrscht auch die makrochemischen Untersuchungen so wesentlich, daß wir die Eiweißkörper in den Vordergrund rücken müssen, wenn wir über die vorliegenden makrochemischen Untersuchungen referieren. Es wäre aber sehr wichtig, wenn exakte makrochemische Untersuchungen auch über andere Bestandteile der homogenen Organe gemacht würden.

Zuerst wollen wir über eine Untersuchung berichten, welche an nackten, isoliert lebenden Zellen, die allerdings reich an Einschlüssen sind, gemacht wurde.

Eine für ihre Zeit gute chemische Untersuchung einer ganzen nackten Zelle ist die von Reinke nnd Rodewald (1881, I) ausgeführte. Sie benutzten Aethalium septicum, konnten aber nicht das kriechende Plasmodium, sondern nur ganz junge Fruchtkörper benutzen. Diese wurden in frischem oder in mit Alkohol behandeltem Zustand zur Untersuchung benutzt. Die jungen Fruchtkörper (ich will immer sagen: Das Plasmodium) enthielten 71,6 Proz. Wasser, im lufttrockenen Zustand 28,4 Proz. Durch sehr starke Pressung konnten 66,7 Proz. Flüssigkeit abgepreßt werden, in der 7—8 Proz. beim Erwärmen koagulierende Substanz enthalten war (wahrscheinlich neben anderen Stoffen?). Die lufttrockene Substanz lieferte 29,7—40,8 Proz. Asche.

In dem Ätherextrakt der lufttrockenen Substanz, welcher bei verschiedenen verschieden aschenhaltigen Proben 5,36—8,13 Proz. betrug, fand man: „Paracholesterin", Cholesterin (21 Proz. zusammen), Propionsäure, Caprinsäure?, Ölsäure?, Palmitinsäure?, Stearinsäure?, Lecithin, geringe Mengen von Glyzerin.

Als das mit Äther erschöpfte Plasmodium mit Alkohol extrahiert wurde, fanden sich im Extrakt Ölsäure, Palmitinsäure, Stearinsäure, ein terpenähnlicher Stoff?, ein Weichharz?.

Es wurde ferner frisches Plasmodium mit Wasser zerrieben, dann das Filtrat davon untersucht. Es koagulierte beim Kochen und färbte sich gelb mit Salpetersäure. Es wurde Plasmodium mit 10 proz. Chlornatriumlösung verrieben und die Flüssigkeit von dem Gemisch abfiltriert; dann wurden in das Filtrat Steinsalzstücke bis zur Sättigung eingetragen: „es erfolgte ein flockiger Niederschlag von Myosin in geringer Quantität."

„Zu der nunmehr konzentrierten Chlornatriumlösung ward kohlensaures Wasser in großem Überschuß gegeben; es entstand ein reicher Niederschlag von Vitellin, zugleich erwies sich hierdurch, daß sämtliche Eiweißstoffe ausgefällt waren; denn in dem Filtrat vom Vitellin entstand beim Kochen selbst nach Zusatz von Essigsäure und Salpetersäure keine Trübung."

Das wässerige Extrakt des mit Äther erschöpften Plasmodiums wurde mit Bleiessig gefällt und Fällung und davon abfiltrierte Flüssigkeit wurden gesondert untersucht. Aus der Flüssigkeit erhielt er eine unreine Substanz, die die Autoren als peptonoide Substanz bezeichnen, Ameisensäure, Essigsäure, vielleicht Milchsäure, Oxalsäure, Phosphorsäure, viel Asparagin, ferner Sarkin, Guanin, anscheinend auch Glutamin, Glykogen, wahrscheinlich auch Zuckerarten, Kalium.

Der Niederschlag enthält vielleicht Pepton, sicher Guanin und Xanthin.

Der größte Teil der in Wasser, Äther, Alkohol unlöslichen Substanz des Protoplasmas besteht nach den Autoren aus „Plastin." Die Menge des „Plastin" wurde nicht direkt bestimmt, nur sehr annähernd nach dem Stickstoffgehalt zu berechnen versucht, so

daß auf die Angabe, daß sie 27,4 % des lufttrocknen Plasmodiums betrage, kein zu großer Wert zu legen ist.

Über das Plastin sagen die Autoren auf S. 50 folgendes:

„Um das Plastin genauer untersuchen zu können, ward der Preßrückstand des frischen Protoplasmas (d. h. also des im Beginn der Fruchtkörperbildung befindlichen Plasmodiums), von welchem eine Probe weder an 0,2proz. Kalilauge, noch an 0,2proz. Salzsäure eine eiweißartige Substanz abgab, so lange mit sehr verdünnter Salzsäure digeriert, bis keine Kohlensäure mehr entwich, hierauf andauernd mit Wasser ausgewaschen, abgepreßt, der Rückstand nochmals mit Wasser ausgekocht und bei 100 Grad getrocknet, endlich mit Äther und Alkohol zur Erschöpfung extrahiert. Das so erhaltene Präparat, welches nicht als absolut rein angesehen werden konnte, da z. B. einige von der Preßleinwand herrührende Fäserchen sich aus demselben nicht entfernen ließen, auch etwas Nukleïn beigemengt sein dürfte (wenn dieses nicht in dem alkalisch reagierenden Enchylema gelöst enthalten ist, wie man vermuten könnte), erwies sich beim Glühen auf Platinblech als beinahe aschenfrei; es ward der Elementaranalyse unterworfen und ergab im Mittel folgende Zusammensetzung: C 53,49 — H 7,22. — N 11,92. Außerdem ergab sich ein nicht genau bestimmter Gehalt an S, P und selbstverständlich an O.

Selbst wenn man den Stickstoffgehalt auf 12 % abrundet — eine höhere, Veranschlagung dürfte trotz der wenigen Leinwandfasern unstatthaft sein — so ergibt sich doch für das Plastin ein viel geringerer Gehalt an Stickstoff, als für die bisher bekannten Eiweißstoffe, welche entweder 16 Proz. oder 18 Proz. davon enthalten. Ebensowenig aber stimmt dieser Stickstoffgehalt zur Formel des Keratin, Elastin oder Leim. Wenn man nun auch gewiß das Plastin nicht als ein Gerinnungsprodukt der Globulinsubstanz betrachten darf, so scheint doch diese unter den Bestandteilen des Protoplasmas vielleicht wichtigste Verbindung entweder den Eiweißstoffen sehr nahe zu stehen, oder als ein wirklicher, aber sehr stickstoffarmer Eiweißstoff betrachtet werden zu müssen, dann aber unter den Eiweißstoffen eine Annäherung an das relativ stickstoffarme Nukleïn zu zeigen. Vielleicht ist das Plastin auch eine Verbindung eines typischen Eiweißstoffes mit einer organischen Phosphorverbindung. Beim Kochen mit stärkeren Alkalien löst das Plastin sich vollständig und wird durch Säuren aus dieser Lösung wieder gefällt."

Hierzu gehört noch die Bemerkung auf S. 68: „Die S. 50 als Plastin bezeichnete Substanz hatte im fein gepulverten Zustande eine lehmgelbe Farbe".

Ferner hat Reinke (1883) den Stickstoff und Schwefel in einer etwas anders behandelten „Plastinportion" bestimmen lassen. Er sagt dort (1883), S. 1: „Neuere von meinem Assistenten Herrn Dr. Fröchtling ausgeführte Analysen des Plastin bestätigen den Gehalt von rund 12 % Stickstoff für diese Substanz und haben ferner ergeben: für Schwefel 0,33 %, für Phosphor 2,15 %. Das Plastinpräparat war durch Auswaschen des frischen Preßrückstandes des Protoplasma mit ganz verdünnter Kalilauge vom Nukleïn möglichst befreit worden."

„Es werden nach diesen und früheren Untersuchungen sich folgende prozentische Werte für die Zusammensetzung des Plastins ergeben: C—53,50 ... H—7,22 .. N—12,0 ... P—2,15 ... S—0,33 ... O—24,81."

Auf S. 54 ihrer Arbeit stellen die Autoren für den Gehalt des Plasmodiums an ungefähr 26 gefundenen Bestandteilen eine quantitative Tabelle auf. Die Angaben der Tabelle sind nur annähernd richtig; aus ihnen berechnete Czapek (1913, S. 23) folgende Zusammenstellung.

Die Zahlen beziehen sich auf kalziumkarbonatfreies lufttrocknes Plasmodium.

Phosphorhaltige Proteide (wenig Nuklein, viel „Plastin") . .	40 %
Eiweiß und Enzyme	15 %
Xanthinbasen, Ammonkarbonat, Asparagin, Lezithin . . .	2 %
Fett	12 %
Harz	12 %
Cholesterin	2 %

Kalziumformiat, -azetat, -oxalat	0,5%
Kali und andere anorganische Salze, Phosphorsäure . . .	6,5%
Unbestimmte Stoffe	6,5%

Es ist nun zu entscheiden, welche Bedeutung diese Arbeit für die Frage nach der chemischen Zusammensetzung des Protoplasten, speziell auch des Zytoplasma, hat.

Da ist zuerst zu bemerken, daß die jungen Fruchtkörper an sich kein besonders gutes Material zur Entscheidung der Fragen sind, wie man wohl denken könnte[1]). Der junge Fruchtkörper muß ja schon das Material für ergastische Ausscheidungen, für die Sporenmembran und das Kapillitium enthalten, und man ist hier unsicherer darüber, welche Stoffe zu diesen ergastischen Gebilden gehören, als bei den mit Zellmembran versehenen Protoplasten höherer Pflanzen, denn von deren ergastischen Ausscheidungen weiß man sicher, daß sie aus in Wasser unlöslichen Kohlehydraten bestehen. Ferner muß der junge Fruchtkörper die Reservestoffe für die Sporen bereit haben, zu denen sicher Eiweißkörper gehören. Man wird aber hier mehr im Unklaren darüber sein, was als Reservestoff anzusprechen ist, als bei Untersuchung von Samenendospermen.

Was nun die Frage über die Beteiligung von Eiweißkörpern am Aufbau der Organe des Protoplasten betrifft, so haben wir zuerst zu fragen, wie es sich mit dem sogenannten Plastin verhält.

Das als Plastin bezeichnete Gebilde ist selbstverständlich kein reiner Körper, es ist nur der nach Behandlung des jungen Fruchtkörpers mit sehr verdünnter Salzsäure, mit kaltem und kochendem Wasser und mit Alkohol und Äther zurückbleibende Rest des jungen Fruchtkörpers von Aethalium septicum. Was in diesem Rest, der sich auch in verdünntem Alkali nicht, wohl aber in kochendem stärkeren Alkali löst, von Protoplastenresten und Resten der ergastischen Gebilde der Zelle vorhanden ist, weiß man nicht. Danach ist es auch unzweckmäßig, wenn man von „Plastin“ als von einem definierten chemischen Individuum redet.

Ich denke, es wird nach alledem einleuchten, daß wir aus der Arbeit nicht schließen können, daß der Protoplast aus Eiweißkörpern aufgebaut sei, noch weniger aber aus ihr ableiten können, daß sich Eiweißstoffe am Aufbau des Zytoplasmas beteiligen.

Ganz ähnlich verhält es sich mit anderen Arbeiten, in welchen die ganze Zelle eines Organismus einer chemischen Untersuchung unterworfen wurde.

Genaue chemische Untersuchungen würden uns jedoch unter Umständen darüber klare Auskunft geben können, welche Körper am Aufbau eines Protoplasten beteiligt sind. Ergibt z. B. die Untersuchung einer Zelle, daß in ihr kein einfacher Eiweißkörper enthalten ist, so kann man schließen, daß einfache Eiweißkörper am Aufbau des Protoplasten dieser Zellart nicht beteiligt sind, ja man kann schließen, daß solche Eiweißkörper für den Aufbau des lebenden Kernes und des lebenden Zytoplasmas nicht absolut nötig sind.

[1]) Ähnliches sagt Kossel 1891, S. 182.

Von diesem Standpunkt aus betrachtet, würde z. B. das Resultat der Arbeit von Sosnowski, daß in einer Zellart solche Eiweißkörper nicht vorkommen, bedeutungsvoll sein, wenn es auf eingehendere Untersuchung des Objektes gegründet wäre.

Sosnowski (1900, S. 267) untersuchte Paramaecium caudatum. Das Infusor löste sich sehr leicht in 0,2 proz. kaustischen Alkalien und in 0,3proz. Sodalösung. Nach der Extraktion der Zellen mit Alkohol blieb die Zelle bei Behandlung mit diesen Lösungen äußerlich unverändert, es gingen jedoch ungefähr 50 Proz. der Substanz in Lösung. Das Gelöste fiel beim Ansäuern mit Essigsäure vollständig aus, gab Biuretreaktion, war phosphorhaltig und zeigte beim Kochen mit Phlorogluzin und Salzsäure den für Pentosen charakteristischen Streifen. Der unlösliche Teil löste sich beim Kochen mit starker Natronlauge.

Der Autor sagt dann (S. 270): „Hier möchte ich noch eine Tatsache ausdrücklich hervorheben. Schon Reinke hat gezeigt, daß die Zellsubstanz nicht aus genuinen Eiweißstoffen, sondern aus ganz anderen, offenbar viel komplizierteren Proteïnsubstanzen zusammengesetzt ist. Später hat Hammarsten (Studien über Mucin; Pflüger's Archiv 36, S. 449) dasselbe betont und schließlich hat Lilienfeld (Beiträge zur Chemie der Leukozyten; Zeitschr. f. physiol. Chemie 18) bei Leukozyten nur 1,76 Proz. Eiweiß in der Trockensubstanz gefunden. Bei Paramaecien, wie aus den eben beschriebenen Reaktionen hervorgeht, habe ich überhaupt keine genuinen Eiweißkörper gefunden, oder sie waren doch wenigstens in so verschwindendem Prozentgehalt vorhanden, daß ich sie nicht nachweisen konnte. Daher wäre es ratsam, bei allen theoretischen Spekulationen über den Stoffwechsel in der Zelle nicht mehr das Wort „Eiweiß" zu brauchen, da dieses Wort ziemlich gut chemisch charakterisierte Körper bezeichnet, aus denen — und das ist eine Tatsache — die Zelle nicht aufgebaut ist."

Auch ähnliche Arbeiten wie die von Emmerling (1909) würden, wenn sie sehr sorgfältig ausgeführt würden und kritische Verwendung fänden, Bedeutung für die Frage nach der Zusammensetzung des Protoplasten gewinnen können.

Er wusch mit Alkohol und Äther, trocknete sie und extrahierte sie mit Äther. Die Masse enthielt dann 7,74 % Stickstoff. Sie wurde durch 20stündiges Kochen mit 25proz. Schwefelsäure hydrolisiert und es wurden dann in der Lösung gefunden: Lysin, Arginin, Histidin, Alanin, Leucin, Prolin, Asparaginsäure, Tyrosin, Glykokoll. In allen Spaltungsprodukten, welche isoliert wurden, fand Emmerling zusammen 71 Proz. N wieder. Wenn die Untersuchung ganz genau auf alle Spaltungsprodukte der Eiweißkörper ausgedehnt worden wäre, so fehlten also hier z. B. Cystin, Valin und Glutaminsäure in der Zelle, und es könnte geschlossen werden, daß diese Moleküle für den Aufbau des Protoplasten nicht unbedingt nötig wären[1]).

Vorzüglich des Vergleiches wegen mit den vorher über die Zusammensetzung des Protoplasten gemachten Angaben werden die Untersuchungsresultate von Lilienfeld (Zeitschr. f. physiol. Chem. 18, 1894, S. 473) nicht ohne Interesse sein. Lilienfeld fand die Leukozyten des Thymus folgendermaßen zusammengesetzt:

100 Teile Trockensubstanz enthalten:

Gesamtphosphor	3,01 %
Gesamtstickstoff	15,03 %
Eiweißstoffe	1,76 %
Leukonukleine	68,78 %
Histon	8,67 %
Lezithin	7,51 %

[1]) Die Untersuchungen von Etard: Annales de l'Institut Pasteur 15, 1901, S. 398 und 17, 1903, S. 74, sowie Compt. rend. 150, 1910, S. 1709 haben für uns keine Bedeutung.

Fette	4,02%
Cholesterin	4,40%
Glykogen	0,80%
Silberverbindung der Nukleinbasen	15,17%

Halliburton (1893, S. 274) fand in Lymphzellen einen phosphorhaltigen Körper, der erwähnenswert wäre, wenn er nicht aus ergastischen Gebilden stammen könnte.

Wie wenig wir aus der Makrochemie über die im Protoplasten enthaltenen und von ihm eingeschlossenen Eiweißstoffe wissen, spiegelt sich auch in den Angaben über die Eiweißstoffe der Zellen in den Lehrbüchern der physiologischen Chemie. So sagt z. B. Kanitz (1910, S. 245) im Handbuch der Biochemie: „Daß die Proteine der Zelle in der Hauptsache aus Proteiden bestehen, hat zuerst Hammersten (Pflügers Archiv 36, S. 449) betont und Alexander Schmidt schloß sich ihm an.

Die in den letzten Jahren durch die Entwicklung der Immunitätschemie bekannt gewordenen Erscheinungen, durch welche sich einige unter den Eiweißen als für das Blutserum bestimmter Tierarten spezifisch erwiesen haben, drängen dazu, unter den Proteinen der Zelle ganz allgemein nach artspezifischen zu suchen (Hamburger, Arteigenheit und Assimilation 1903), ja sogar für jedes Individuum besondere Eiweiße, Individualeiweiße anzunehmen. — Mit diesem kühnen Gedanken wenig im Einklang stehen die tatsächlichen Einzelangaben, die wir zu machen imstande sind. So ist es nicht einmal möglich, die Proteingruppen näher zu kennzeichnen, die im Zytoplasma vorwiegend enthalten sind. Seit Hoppe-Seyler (Med. chem. Unters. 1867, S. 215) wird in den Lehrbüchern (vgl. auch A. Kossel, 1891) das unter den Nukleoalbuminen eingereihte Vitellin als ein primärer Zellbestandteil angesehen. Außer den Proteiden wurden früher vielfach auch Albumine und vornehmlich Globuline als in den Zellen in erheblicher Menge vorkommend angenommen. Sie sind in der Hauptsache mit Proteiden verwechselt worden."

Einige Literatur, welche Angaben über die Zusammensetzung ganzer Zellen und Gewebe enthält, die jedoch für uns ohne Wert sind, findet man auch bei Botazzi (1911—12, S. 39).

Eine größere Bedeutung kommt denjenigen makrochemischen Arbeiten zu, in denen einzelne Organe oder alloplasmatische Gebilde der Zelle, die nachweislich ohne ergastische Gebilde sind, untersucht wurden.

Dazu gehört zuerst die Untersuchung der alloplasmatischen Geißeln durch Miescher.

Miescher (1895, S. 130) untersuchte die Geißeln der Spermatozoiden des Lachses. Ganz rein sind diese Geißeln freilich sicher nicht gewesen; es ist ihnen Substanz vom Zytoplasma und der Kappe beigemischt gewesen.

Miescher behandelte die Spermatozoiden mit 7proz. Glaubersalzlösung, zentrifugierte ab, fällte die wässerige Lösung durch überschüssiges Ammoniumazetat und einige Tropfen Salzsäure. Die einmal durch Essigsäure ausgefällte Substanz ist in über-

schüssiger verdünnter Essig- oder Salzsäure von 0,1—0,2% völlig unlöslich.

Die Substanz wurde mit Alkohol und Äther erschöpft. Getrocknet ergab ihre Elementaranalyse: C 51,85 — H 7,10 — N 14,9 — S 1,37. Danach betrachtet Mieschер die Substanz als Eiweiß. In ihrer mit Salzsäure angesäuerten Lösung entsteht beim Kochen ein Koagulum und gibt sie die Biuretreaktion.

Im Ätherextrakt von 2,0353 g Schwänzen fanden sich 0,0573 g Phosphorsäure, woraus sich 0,648 g Ölsäure-Lezithin berechnet. Durch Abziehen dieser aus dem Phosphorsäuregehalt berechneten Menge des Lezithins vom Ätherextrakt wird die Menge des Fettes berechnet. So erhält er:

Eiweißstoffe	41,49%
Lezithin	31,83%
Fett, Cholesterin	26,27%

Fest steht nach dieser Untersuchung, daß der Phosphor in den alloplasmatischen Geißeln, wenn er in ihnen vorkommt, nur in ätherlöslicher Form vorhanden ist.

Wenn die Geißelmasse rein gewesen wäre, so würde es makrochemisch gesichert erscheinen, daß sich am Aufbau eines optisch homogenen alloplasmatischen Gebildes Eiweißkörper beteiligen.

Ferner liegen hauptsächlich von Mieschер ausgeführte Untersuchungen des nukleolenfreien Zellkerns und nukleolenhaltigen Zellkerns vor, welche den makrochemischen Beweis für das Vorkommen von Eiweißkörpern im Zellkern erbringen und sogar die Art dieser Eiweißkörper genau feststellen, sowie die Menge derselben annähernd zu schätzen erlauben. Über diese wichtigen Arbeiten soll eingehend referiert werden.

Eiterzellen und Thymusleukozyten.

Mieschер (1871) hat sein „Nuklein“ zuerst aus den Kernen von Eiterzellen dargestellt. Er behandelte zuerst Eiter mit einer Mischung von 1 Teil kalt gesättigter Glaubersalzlösung und 9 Teilen Wasser und ließ die Eiterkörperchen absetzen. Aus diesen Eiterkörperchen stellte er Kerne in folgender Weise her (S. 453):

„Auf einem mehr mechanischen Wege habe ich aus den (bei Winterkälte) wochenlang mit der verdünnten Salzsäure behandelten Zellen kleine Portionen von Kernen erhalten. Ich schüttelte die ungelösten Rückstände lange und heftig mit Äther und Wasser; die Masse der noch mit Protoplasmaresten versehenen Zellen sammelte sich in der Grenzschicht zwischen beiden Flüssigkeiten; am Boden der wässerigen Schicht aber sah man nach einiger Zeit ein feines Pulver abgesetzt. Dieses konnte auf dem Filter gesammelt werden und bestand aus vollkommen reinen Kernen, mit glatter Kontur, homogenem Inhalt, scharf gezeichnetem Nukleolus, im Vergleich zu ihrem ursprünglichen Volumen etwas verkleinert. Durch Schütteln mit neuen Portionen Wasser konnten aus den Zellen wiederholt neue, immer aber sehr kleine Quantitäten von Kernen gewonnen werden. Ein höheres spezifisches Gewicht der Kerne im Vergleich zum Protoplasma mag wohl die Ursache dieser Scheidung sein.

Die so erhaltenen Kerne blieben völlig unverändert in reinem Wasser; in sehr verdünnten alkalischen Flüssigkeiten aber quollen sie stark und wurden blaß; auch das Kernkörperchen wurde blaß und unsichtbar. Säurezusatz brachte die alten Formverhältnisse wieder hervor. Auch in NaCl-Lösungen quollen die Kerne etwas. Jod färbte sie stark gelb. Die genannten verdünnten Sodalösungen zogen aus den Kernen

eine gelbliche Lösung einer Substanz aus, die durch verdünnte Ä oder HCl einen im Überschuß dieser Säure unlöslichen flockigen Niederschlag gaben. Dieser Niederschlag quoll in reinem Wasser durchaus nicht, löste sich aber in der geringsten Spur von kaustischem oder kohlensaurem Alkali, sowie auch in gewöhnlichem phosphorsauren Natron zu einer beim Kochen klarbleibenden Flüssigkeit auf, nicht aber in NaCl und anderen Mittelsalzen. Er gab auch, wenn die Kerne sorgfältig ausgewaschen waren, mit Salpetersäure die Xanthoproteïnreaktion, mit Natron und Kupfervitriol eine blaue, ins Violette spielende Lösung. In rauchender Salpetersäure löste er sich; der beim Verdünnen entstehende Niederschlag löste sich in viel Wasser nicht wieder auf.“ „Auf dem Filter blieb, auch in konzentrierteren Sodalösungen unlöslich, eine Substanz zurück, welche nach dem Trocknen mit Alkohol und Äther als kollodionartiges Häutchen sich vom Filter abziehen ließ und unter dem Mikroskope noch die Konturen der Kerne mit ihren Kernkörperchen undeutlich zeigte. Dieses Häutchen war, wenn auch nicht augenblicklich, löslich in konzentrierter Salzsäure und in kaustischen Alkalien, blieb dagegen beim stundenlangen Erhitzen mit Eisessig auf 140 Grad im zugeschmolzenen Glasrohre völlig unverändert (im Gegensatz zu den Keratinsubstanzen). Nach diesen Löslichkeitsverhältnissen war eine gewisse Ähnlichkeit mit der elastischen Substanz zu vermuten. Die minimen auf dem beschriebenen Wege erhaltenen Mengen von Kernen gestatteten kaum die genannten wenigen Reaktionen; an Elementaranalysen war nicht zu denken.

Ich griff daher zu einem Mittel, dessen energische Eiweiß lösende Wirkung auch schon Anwendung in der Chemie der Albuminkörper gefunden, zu pepsinhaltigen Flüssigkeiten. Ich bediente mich eines kalt filtrierten mit 10 ccm rauchender Salzsäure auf 1 l Wasser bereiteten Extraktes aus Schweinemagen. Die direkte Behandlung frisch ausgewaschener Eiterzellen mit dieser Flüssigkeit bei 40 Grad ergab kein befriedigendes Resultat. Die Hauptmasse löste sich, aber eine Menge öliger Tropfen wurden frei, zum Teil wohl durch die Zersetzung des Lezithins und hielten den ungelösten Rückstand als kaum filtrierbare Trübung suspendiert. Ich ließ daher eine mehrmalige, gewöhnlich 3—4malige längere Digestion mit warmem Alkohol vorausgehen und unterwarf dann den von Lezithin fast ganz befreiten Rückstand der Verdauung zwischen 37 und 45°. Schon nach einigen Stunden hatte sich ein feinpulveriger, graulicher Bodensatz von einer klaren, gelblichen Flüssigkeit geschieden. Um einer vollständigen Einwirkung sicher zu sein, ließ ich die Verdauung während 18—24 Stunden andauern, während welcher ich die Flüssigkeit zweimal abgoß und wechselte. Nach der zweiten Extraktion trat indes in Menge und mikroskopischer Beschaffenheit des Sedimentes keine sichtliche Änderung mehr ein. Das Sediment bestand lediglich aus isolierten Kernen, ohne irgendeine Spur von Protoplasmaresten. Zuweilen waren einige feine, mäßig lichtbrechende Körnchen beigemengt, die aber beim Auswaschen größtenteils durchs Filter gingen. War die Extraktion mit Alkohol nicht erschöpfend gewesen, so machten sich auch einige Öltröpfchen bemerklich. Der Bodensatz wurde nun noch mehrmals mit erneuten Portionen Äther geschüttelt, um diese Reste von Fett zu entfernen. Nachdem die letzte Ätherportion abgegossen, ließen sich die Kerne leicht auf dem Filter sammeln als lehmartige graue Masse und mit Wasser beliebig auswaschen, wobei sie sich durchaus nicht veränderten. Die Auswaschung wurde fortgesetzt, bis Tannin das Filtrat nicht mehr trübte.“ — „Die erhaltenen Kerne sind vollkommen nackt.“ — „Wenn die Trübung weniger ausgesprochen ist, so tritt das Kernkörperchen deutlich hervor.“

„Die so erhaltene ausgewaschene Masse wurde nun noch mehrmals mit warmem Alkohol behandelt; der Alkohol nahm bei der ersten Extraktion geringe Mengen einer beim Verdunsten ölig weichen, bräunlich zurückbleibenden Substanz auf, die in Äther mit Hinterlassung eines geringen krümligen Restes langsam löslich war.“

„Die so gereinigte Kernmasse verhielt sich, abgesehen vom mikroskopischen Verhalten, wie die durch verdünnte Salzsäure isolierten Kerne.“

Die mit Alkohol erschöpften Kerne lieferten 6,057% unverdaulichen Rückstand, berechnet auf trockne Eiterzellen 3,646%. Daraus geht hervor, daß die Menge des in Sodalösung aus den Kernen extrahierbaren „Nukleins“ keinesfalls mehr als 6% betragen hat. Miescher bezeichnet als lösliches „Nuklein“ die durch Sodalösung aus dem unverdaulichen Rückstand der Kerne mit

Sodalösung ausgezogene Substanz. Den durch Sodalösung nicht gelösten Bestandteil nennt er unlösliches „Nuklein“. Das lösliche „Nuklein“ enthielt 13,47 % N. Der unverdauliche Rückstand der Kerne, welcher mit Alkohol ausgezogen war, lieferte 14 % N, 1,7 % S, 5,8 % P_2O_5.

Aus den Versuchen Miescher's geht also hervor, daß aus den mit Äther und Wasser behandelten und aus den dann noch mit Pepsinsalzsäure ausgezogenen Kernen etwas weniger als 6 % einer in Sodalösung löslichen 13,47 proz. N-haltigen Substanz (oder ein Substanzgemisch) zu erhalten ist, die durch Säuren aus der alkalischen Lösung gefällt werden kann usw., und daß die Kerne selbst P- und S-haltig sind.

Hoppe-Seyler (1871, S. 488) wusch die isolierten Leukozyten des Eiters mit sehr verdünnter Salzsäure und viel Wasser, löste das „Nuklein“ in Wasser, „dem etwas Soda- oder Ätznatronlösung hinzugemischt war“, filtrierte, fällte mit Salzsäure, löste nochmals in schwacher Lauge, fällte nochmals mit Salzsäure und wusch mit Wasser und Alkohol. Die Substanz enthielt C 49,58 % — H 7,1 % — N 15,02 % („nicht zuverlässig“) — P 2,28 %. Es erweist diese Zusammensetzung, sagt Hoppe-Seyler, „daß ein Körper von den Eigenschaften und der Zusammensetzung, speziell dem merkwürdigen Phosphorgehalt des Nuklein, wie es Miescher beschreibt, präformiert in den Eiterkernen enthalten ist, nicht etwa durch die künstliche Verdauung erst gebildet wurde“. Wenn Hoppe-Seyler auch wahrscheinlich nicht reine Kerne der Leukozyten zur Untersuchung verwandte, so ist doch wohl anzunehmen, daß ein Teil der phosphorhaltigen Substanz aus den Kernen (und Nukleolen?) der Leukozyten stammte.

Aus den reinen ganzen Leukozyten des Thymus, aber nicht aus den isolierten Kernen derselben, hat Lilienfeld (1894) Nukleinsäureverbindungen dargestellt. Er preßte (S. 474) in Koliertücher gehüllte Thymusdrüsen aus, zentrifugierte den Preßsaft und erhielt als Bodenschicht die Leukozyten[1]). „Die Lymphozyten der Thymusdrüse des Kalbes sind meist einkernige Zellen, in denen die Masse des Kernes diejenige des Zytoplasmas überragt.“

Er schreibt dann über seine Resultate das folgende: „a) die Eiweißkörper des Zytoplasmas. Im Wasserextrakt der Leukozyten lassen sich zwei Eiweißkörper nachweisen: 1. ein Eiweißstoff, der bei der Temperatur von 73 bis 75 Grad gerinnt, 2. ein bei 48 Grad koagulierbarer Eiweißstoff. Außerdem kann man aus dem Zytoplasma auch ein Nukleoproteïd gewinnen, indem man die Leukozyten mit einer 10proz. Kochsalzlösung extrahiert und das Kochsalzextrakt mit Wasser fällt. Dieses Nukleoproteïd ist in seinen Eigenschaften dem Ichthulin sehr ähnlich, es ist löslich in verdünnten Säuren und Alkalien, unlöslich in Wasser. Löst man diese Substanz, frisch gefällt in 0,1—0,3proz. Salzsäure bei Körpertemperatur, so entsteht ein Niederschlag, welcher in verdünnten Säuren unlöslich, in kaustischen und kohlensauren Alkalien leicht löslich ist. Mit Soda und Salpeter verascht, gibt er reichlich Phosphorreaktion. Danach ist die Auffassung dieser Substanz als Nukleoproteïd gerechtfertigt.“ Die Substanz enthielt 53,46 % C — 7,64 % H — 15,57 % N — 0,433 % P.

Ferner sagt er S. 478: „c) der Zellkern der Leukozyten und das Nukleohiston. Schüttelt man die Leukozyten oder die ganz fein zerhackten Thymusdrüsen mit Wasser, so geht ein Körper in Lösung, welcher die Hauptmasse des Leukozyten-

[1]) Ich erhielt beim Auspressen eine nur ganz zähe Masse, die sich nicht zentrifugieren ließ, in dieser lagen wesentlich freie Kerne.

kernes ausmacht. Es ist das schon früher von mir beschriebene Nukleohiston; dasselbe wird folgendermaßen dargestellt. Aus dem, von zelligen Elementen völlig freien Wasserextrakt wird das Nukleohiston mit Essigsäure ausgefällt, auf einem Filter gesammelt, mit Wasser fein zerrieben, durch Zusatz von ein wenig Natriumkarbonat bis zur ganz schwach alkalischen Reaktion gelöst, filtriert und mit Essigsäure wieder gefällt." — Es enthielt 48,46 Proz. C — 7 Proz. H — 16,86 Proz. N — 3,025 Proz. P — 0,701 Proz. S.

„Behandelt man das Nukleohiston längere Zeit mit künstlichem Magensaft, so liefert es als Endprodukt ein Nukleïn, während Eiweißkörper als Peptone in Lösung gehen." Das Nukleïn enthielt 4,99 Proz. P. „Aus dem Nukleohiston läßt sich auch Nukleïnsäure abspalten (S. 482). Sie liefert 9,94 Proz. P. Behandelt man das Nukleohiston mit verdünnter Salzsäure, so geht ein Körper in Lösung, welcher mit dem von KOSSEL in den Kernen der roten Blutkörperchen der Gans entdeckten Histon identisch ist."

Nach den Angaben über die quantitative Zusammensetzung der Leukozyten auf S. 485 enthält die Trockensubstanz der Leukozyten 68,78 Proz. Leukonukleïn und 8,67 Proz. Histon, also mehr als 77 Proz. Nukleohiston.

Aus dieser Arbeit geht also hervor, daß die Leukozyten ein wasserlösliches Nukleoproteïd, ferner 77 % wasserlösliches Nukleohiston und zwei wasserlösliche Eiweißkörper (1,76 %) enthalten. Über die Verteilung der genannten Substanzen auf Kern und Zytoplasma hat die Arbeit kein Recht, etwas auszusagen. Alle Arbeiten, welche die Kenntnisse der aus den Leukozyten des Thymus gewonnenen Stoffe weiter gefördert haben, sind mit Thymusdrüsen ausgeführt worden. Ich will hauptsächlich auf die Arbeit von HUISKAMP (1901) hinweisen. Dieser fand im Wasserextrakt der Thymusdrüse ein Nukleohiston der Zusammensetzung: 48,8 % C — 7,03 % H — 18,37 % N — 0,51 % S — 7 % P, und ein Nukleoproteïd der Zusammensetzung 51,78 % C — 7,47 % H — 16,42 % N — 1,2 % S — 0,95 % P. Beide liefern eine Nukleinsäure, welche (MALENGREAU) Adenin und Guanin enthält. Nach HUISKAMP enthält die frische Thymus etwa 12 % lösliches Eiweiß, davon kommen auf Nukleohiston 69 %, auf Nukleoproteïd 19 %, auf anderes Eiweiß 12 %.

Übersehen wir das Angeführte, so ergibt sich zur Beantwortung unserer Fragen:

Nur aus MIESCHER's Arbeit allein geht hervor, daß die Kerne (+ Kernkörperchen) der Leukozyten Nukleinsäure enthalten, denn es ist nicht zu bezweifeln, daß die Verdauungsrückstände der Kerne, welche 14 % N — 1,7 % S — 5,8 % Phosphorsäure lieferten, Nukleinsäure enthielten.

Nur nach diesen Resultaten kann man annehmen, daß auch die von LILIENFELD und HUISKAMP dargestellten Stoffe teilweise den Kernen entstammen. Wenn die Angaben von LILIENFELD einigermaßen zutreffen, so sind die Leukozyten sehr reich an Nukleinsäure. Sie sollen ja zu mehr als Dreiviertel aus Nukleohistonen bestehen.

Die Spermatozoiden der Fische. Aus der Untersuchung sehr verschiedener großer Spermatozoiden der Wirbeltiere (Salamandra, Mus, Cavia; siehe KORSCHELT und HEIDER, 1902) und der Characeen und Schachtelhalme (BELAJEFF 1894 und 1897) wissen wir, daß der Kopf der Spermatozoiden wesentlich aus dem Kern hervorgeht, der bei seiner Umgestaltung dichter und substanzreicher zu werden scheint. Allerdings ist das Spitzenstück, welches

der wesentlich aus dem Kern entstehenden Kopfpartie oben aufgesetzt ist, bei den Wirbeltieren sicher zytoplasmatischer Natur und es ist nicht zu sagen, ob nicht eine feine Zytoplasmahülle auch noch den ganzen Kopf umschließt.

Die zur chemischen Untersuchung benutzten Fischspermatozoiden sind sehr klein und ihre Morphologie ist wenig untersucht. Die Störspermatozoiden haben einen 4,5 μ langen und 1,8 μ breiten Kopf (Ballowitz 1890, S. 236). Die Spermatozoiden der Knochenfische besitzen einen mehr kugelförmigen Kopf, ein Verbindungsstück, welches beim Hechtsperma (Fig. 163), wie bei den Teleostieren im allgemeinen, relativ groß und beim Hecht kegelförmig ist und durch welches der Verbindungsfaden zwischen Endknöpfchen und Geißel zieht. Ballowitz sagt über die Natur des Kopfes und des Verbindungs- oder Mittelstückes S. 238: „Daß die Substanz dieses Verbindungsstückes durch Verdichtung des Protoplasmas des Spermatozozytes entsteht, während der Kopf aus dem Kern hervorgeht, davon glaube ich mich überzeugt zu haben." Die Köpfe scheinen nicht ganz homogen zu sein. Ballowitz glaubt, „daß die periphere Schicht des Kopfes zu einer etwas von dem Innern differenten Rindenschicht verdichtet sei". Die Köpfchen sind auch hier sehr klein. Beim Hecht beträgt der Durchmesser des Köpfchens 2,2 μ. Die Geißel des Hechtspermatozoids wird 40 μ lang.

Fig. 163. Spermatozoiden vom Hecht. *n* Kopf, *k* Endknöpfchen des Achsenfadens, *m* Mittelstück, *g* Geißel. Schematisiert nach Ballowitz.

Mieschер (1895) hat die Spermatozoidenköpfe des Lachses mikroskopisch und chemisch untersucht. Er sagt über den Bau der Spermatozoiden folgendes (S. 126):

„In dieser Hinsicht habe ich den Angaben, welche ich schon vor 20 Jahren (1874)[1]) gemacht habe, nichts prinzipielles hinzuzufügen. Die damals beschriebene Differenzierung des Kopfes in eine dicke Hülle und einen anders beschaffenen Inhalt habe ich noch besser und sicherer als mit den damals angewandten Mitteln, welche häufig versagten, mit Gentianaviolett an Osmiumsäurepräparaten und mit Methylgrün an frischen Objekten wahrgenommen. Durch diese Reagentien grenzte sich der Innenraum in frappanter Weise durch viel stärkere Färbung von der Hülle ab. Behandelt man schneeweißes Sperma von einem lebenden Lachs mit einer Flüssigkeit, die 1 Proz. Essigsäure, 9—10 Proz. Glaubersalz und ziemlich viel Methylgrün enthält, so sieht man mit Zeisz, Apochromat 4 mm, Okular 12, eine prächtig grüne und scharfe Färbung des Innenraumes, der wie ein Smaragd glänzt, während die Hülle sich gar nicht oder nur schwach färbt. Daß nach dem Behandeln der Lachsspermatozoen mit Salzsäure auch die Hülle derselben die gewohnten Kernfarbstoffe auch wieder aufnimmt, wie Zacharias findet, ist ein schlechter Trost für diejenigen Histologen, welche die elektive Beziehung zu den genannten und noch anderen Farbstoffen ohne weiteres als direkte und sichere Reaktionen auf Nukleïnkörper zu betrachten pflegen, denn wie viele Tinktionspräparate vertragen es, bis zur Erschöpfung mit Salzsäure behandelt zu werden. — Der Struktur des Schwanzes habe ich nur wenig Aufmerksamkeit geschenkt, da derselbe für feinere histologische Analysen seiner überaus zarten und vergänglichen Natur wegen ein sehr undankbares Objekt bildet. Wasser zerstört ihn fast augenblicklich. — Ein durch besonderes Verhalten zu Farbstoffen sich abgrenzendes Mittelstück ist mir bei meinen allerdings wenig

[1]) F. Mieschер, Die Spermatozoiden der Wirbeltiere, Verhandlungen der Naturforschenden Gesellschaft in Basel. 6. Bd., 1878; 6. Teil, 1. Heft, 1873, S. 138.

mannigfaltigen Versuchen nicht aufgefallen. Auch das histochemische Verhalten deutet nicht auf die Existenz eines zwischen Kopf und Schwanz eingeschalteten, von beiden wesentlich verschiedenen Gebildes. Die von mir früher beschriebene, höchst auffallende gallertartige Verquellung der Köpfe in Kochsalzlösung tritt schon bei einem Gehalte der letzteren von 4—5 Proz. NaCl ein."

Miescher trennt nun Köpfe und Schwänze mechanisch auf folgende Weise.

Er sagt (S. 127): „Vermischt man ganz frische Sperma mit der oben erwähnten Glaubersalzlösung von 1,020 spez. Gew., so lassen sich durch sofortiges Zentrifugieren die Samenzellen von den Bestandteilen der Flüssigkeit sehr vollständig befreien. Zentrifugiert man nochmals unter Anwendung destillierten Wassers, so erhält man eine durch verquollene Schwänze stark getrübte Flüssigkeit; fährt man unter Zusatz immer neuen Wassers mit dem Zentrifugieren fort, und zwar unter Innehaltung möglichst kühler Temperatur, so wird die Flüssigkeit klar und das schneeweiße Sediment ballt sich pulverförmig zusammen. Schließlich nach dem 6.—10. Zentrifugieren gibt die Flüssigkeit weder mit Ferrozyankalium und Essigsäure noch mit Phosphorwolframsäure die geringste Trübung, und die mikroskopische Untersuchung zeigt, daß das Sediment aus absolut rein und glatt isolierten Köpfen von Samenzellen besteht. Man kann in dieser Weise viele Gramm solcher Köpfe sammeln, die unter Alkohol aufbewahrt, wie ein anorganisches, schweres schneeweißes Pulver, wie Baryumsulfat oder Calciumoxalat, aussehen."

Zu den chemischen Untersuchungen der Köpfe und Schwänze ließ Miescher das vorherige Zentrifugieren mit Glaubersalzlösung fort und behandelte das Sperma nur mit Wasser, „bis die abzentrifugierte Flüssigkeit ganz klar war und weder mit Ferrozyankalium noch mit Phosphorwolframsäure selbst nach 24stündigem Stehen eine Trübung gab".

Die Köpfe wurden mit Alkohol und dann mit Äther behandelt und getrocknet. Sie lieferten ungefähr 1,2 Alkoholäther-Extrakt. Die extrahierte Masse wurde mit Salzsäure von 0,25 und 0,5% ausgezogen und aus dem Extrakt das Protamin mit Platinchlorid niedergeschlagen. Die gefundene Menge des Platindoppelsalzes mit 0,464 multipliziert ergibt die Menge des Protamins. Es wurden 19,78% der lufttrocknen Substanz an Protamin gefunden. In der bei 100° getrockneten extrahierten Masse wurden 13,41% Phosphorsäure gefunden. Nimmt man an, daß sie ganz in Form von Nukleinsäure in der Substanz enthalten ist, so berechnet man 60,73% dieser Substanz.

Es wurde die Nukleinsäure auch direkt hergestellt in folgender Weise: 60—70 g der extrahierten Masse wurden mit 700 ccm Salzsäure von 0,5% zerrieben und bei 0° mit der Salzsäure gut extrahiert. Die mit Salzsäure behandelte Substanz wurde mit Natronlauge übersättigt, dann filtriert. Das Filtrat wurde mit Salzsäure und 2 Vol. Alkohol gefällt und mit Alkohol gewaschen. Die Ausbeute an Nukleinsäure war „eine außergewöhnlich große".

In der Nukleinsäure und in dem mit Salzsäure extrahierten Sperma wurde dann die Phosphorsäure bestimmt, und es ergab sich aus den beiden Zahlen, daß „von dem gesamten, nach der Behandlung mit Salzsäure im Sperma enthaltenen Phosphor 95% in Form von Nukleinsäure gewonnen werden konnte".

Nach Behandlung der Köpfe mit Salzsäure und verdünnter Natronlauge blieb ein Rückstand, welcher die noch unbekannte, auf 16—17% berechnete Substanz bildete. Sie soll nach der

Phosphorsäure zu 60 % aus Nukleinsäure bestehen, außerdem noch einen stickstoffreichen Körper enthalten.

„Unter dem Mikroskope erscheint das Sediment zusammengesetzt aus lauter Klümpchen von Konglomeraten, in welchen stärker lichtbrechende Körner von unregelmäßiger und ungleicher Form zerstreut vorkommen. Manche derselben sehen wie quallenförmige Hüllen oder Glocken aus.“ Das für uns wichtigste Resultat dieser Untersuchung ist, daß die mit Äther und Alkohol erschöpften Köpfe des Lachsspermatozoiden 96 % nukleinsaures Protamin enthalten, 60,5 % Nukleinsäure, 35,56% Protamin. Jedenfalls geht aus diesem Resultat hervor, daß die wesentlich aus dem Zellkern (ohne Nukleolus) gebildeten Köpfe reich an Nukleinsäure und Protamin sind, wenn man auch den berechneten quantitativen Ergebnissen keine absolute Gültigkeit zusprechen kann.

Die Kerne der Vogelblutkörperchen.

Ploss (1871) isolierte auf folgende Weise die Kerne der Vogelblutkörperchen. Das defibrinierte Blut wurde mit der zehnfachen Menge einer Kochsalzlösung von 3% zur Senkung der Blutkörperchen versetzt; der durch Abgießen der Flüssigkeit erhaltene Brei der Blutkörperchen wurde mit Äther und Wasser geschüttelt, wodurch die Kerne von dem umhüllenden Zellteil befreit wurden und sich an der Berührungsfläche zwischen Äther und Wasser zusammenballten. Diese Manipulation wurde einigemal wiederholt, hierauf die Masse mit verdünnter Salzsäure, heißem Äther und Alkohol gewaschen, wodurch die Kerne von den daranhaftenden Zellresten vollständig befreit wurden. Eine andere Portion wurde nach der Behandlung mit Äther und Wasser 40 bis 60 Stunden in künstliche Verdauungsflüssigkeit gebracht, dann mit verdünnter Salzsäure, Alkohol und Äther gewaschen.

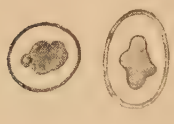


Fig. 164. Mit Äther, Wasser und verdünnter Salzsäure behandelte rote Blutkörperchen der Taube. Der in der Mitte liegende Kern ist zusammengefallen. Vergrößerung 1360fach.

Der unverdauliche Rest „kann nach seiner Darstellungsweise kein Lecithin, keine Glyzerinphosphorsäure und auch kein phosphorsaures Salz enthalten“. Er enthielt 2,4 % P. Der dargestellte Körper ist in kohlensaurem Alkohol langsam, in Ätzkali leicht löslich, in verdünnten Säuren unlöslich. Der Autor meint, daß er bis auf den konstanten P-gehalt und die Unlöslichkeit in verdünnten Mineralsäuren mit dem Muzin übereinstimme.

Die mit Pepsinsalzsäure behandelte Portion bestand wohl sicher nur aus Resten des Kernes, ob die nicht verdaute Portion auch nur aus Kernsubstanz bestanden hat, weiß ich nicht. Als ich rote Blutkörperchen der Taube mit Äther, Wasser und dann verdünnter Salzsäure schüttelte, schrumpften die Kerne und es trat Abrundung der „Hüllen“ ein, eine Loslösung oder Trennung der Hüllen von den Kernen erreichte ich nicht. Wenn ich jedoch diese Zellreste, welche aussahen, wie es die Fig. 164 darstellt, mit Pepsinsalzsäure behandelte (Pepsin 0,5 — Salzsäure 0,25 %), so blieb nur der Kern übrig. Die mit Pepsinsalzsäure behandelten Kerne

färbten sich bei Zusatz von Methylenblau nur sehr schwach. Setzte man 20 proz. Natronlauge hinzu, so quollen die Kerne sofort stark auf, kontrahierten sich aber nach ein paar Augenblicken wieder. Mit Methylenblau färbten sie sich nun intensiv blau, verloren aber die Färbung nach Zusatz von 1 proz. Schwefelsäure wieder.

Kossel (Unters. über die Nukleine und ihre Spaltungsprodukte, Straßburg 1881, S. 6 u. 7), der ebenfalls nach der Methode von Ploss arbeitete, fand in den mit „Salzsäure, dann mit Pepsinlösung, endlich mit siedendem Alkohol" behandelten Vogelblutkörperchen 7,12, 6,58, 6,49, 6,04% Phosphor.

Eine weitere für uns interessante Untersuchung der Blutkörperchen der Vögel hat Ackermann (1904/05) vorgenommen. Er sagt:

„Bekanntlich stellte Ploss zuerst fest, daß der in Wasser unlösliche Rückstand der Erythrozyten des Vogelblutes die chemische Reaktien des „Nukleïns" darbietet. Dies wurde sodann von A. Kossel bestätigt, welcher zeigte, daß die Kernmasse, nachdem sie durch Salzsäure von allen löslichen Stoffen befreit ist, in Natronlauge gelöst werden kann und aus dieser Lösung nicht nur durch Säuren, sondern auch durch Barytwasser und Kalkwasser gefällt wird. Die Phosphorbestimmungen in dieser Substanz gaben aber, da die Reinigungsmethoden noch unvollkommen waren, schwankende Werte. Die in Wasser unlösliche Kernsubstanz gab die Reaktionen der Eiweißstoffe und enthielt 0,4 Proz. Schwefel. Bald darauf beschrieb A. Kossel (Z. f. physiol. Chemie, Bd. 8, S. 512) diesen Eiweißkörper näher, indem er feststellte, daß der durch Salzsäure aus dieser Kernmasse extrahierte Körper basische Eigenschaften besitzt und zu den Eiweißkörpern zu zählen ist. Diese Substanz, von Kossel als Histon bezeichnet, war der erste Repräsentant einer Körperklasse, welche später in weiter Verbreitung in den Zellkernen aufgefunden wurde. Hiernach müßten in dieser Kernmasse zwei Bestandteile vorhanden sein, ein saures in Salzsäure unlösliches Prinzip, das „Nukleïn", und ein alkalisches, in Salzsäure lösliches, das Histon, und zwar beide allem Anschein nach durch eine ähnliche Bindung vereinigt, wie das „Nukleïn" Miescher's (die Nukleïnsäure späterer Autoren) in den Spermatozoen des Lachses mit einer Base, dem Protamin, verbunden ist." „Nähere Angaben über die Bindungsverhältnisse existieren nicht, auch blieb die Frage nach der Beteiligung einer dritten Substanz an dem Aufbaue der Kernsubstanz zunächst noch ungelöst. Erst 20 Jahre später erschien eine kurze Mitteilung von J. Bang (Beitr. z. Chem. Physiol. und Pathol., herausgeg. v. Hofmeister, Bd. V, S. 319), welcher das Verhalten dieses Kernrückstandes zu einigen Lösungs- und Fällungsmitteln untersuchte und zu dem Schlusse kam, daß die Kernmasse nur aus Histon und Nukleïnsäure besteht."

Ackermann stellte sich nun nach dem Verfahren von Plenge seine „Vogelblutkerne" her. Dieses Verfahren ist das folgende:

„Das unter Umrühren fibrinfrei gewonnene Blut wird möglichst frisch mit 0,9 proz. Kochsalzlösung verdünnt und in einer 4 l fassenden Zentrifuge zentrifugiert. Die abgesetzten Blutkörperchen werden je nach der Menge in 1 oder 2 Scheidetrichter von je 2 l Inhalt eingebracht und in jedem mit 1500 ccm Wasser von 40 Grad C unter Umschütteln gelöst. Nach einiger Zeit wurde zu je 1500 ccm Wasser 500 ccm NaCl-Lösung von 3,6 Proz. hinzugefügt und dann zentrifugiert. Die abgesetzten Kernmassen wurden von neuem in einen Scheidetrichter von 1500 ccm Wasser von 40 Grad unter Umschütteln suspendiert und nach Hinzufügung von 500 ccm NaCl-Lösung von 3,6 Proz. wiederum zentrifugiert. Dieses Vorgehen wird so oft wiederholt, bis die Masse ein farbloses, glasiges Aussehen ohne rote Streifen hat und an die Kochsalzlösung keinen Blutfarbstoff mehr abgibt. Dann wird die Kernmasse wiederum in Wasser zum Aufquellen gebracht und mit dem doppelten Volumen Alkohol zur Schrumpfung gebracht, zentrifugiert, in 96proz. Alkohol gebracht, abgesaugt, dann in absolutem Alkohol und darauf in Äther getrocknet und abgesaugt."

Zur Entfernung des Lezithins, Cholesterins und ähnlicher Beimengungen wurde die Substanz nun zuerst mit Alkohol extrahiert. Bei der Analyse fand Ackermann in derselben dann 3,39 Proz. P und 17,2 Proz. N.

Aus dem P-Gehalte berechnete er, unter der Voraussetzung, daß die Nukleïnsäure dieser Kerne, wie die Thymonukleinsäure, 9,25 % P enthält, daß 42,16 % Nukleinsäure in der trockenen Substanz vorhanden sein könnte. Diese würden dann 6,55 % N enthalten. Sind die übrigen 10,65 % als Histon vorhanden, so berechnen sich daraus 57,82 % Histon, zusammen 99,92 % nukleinsaures Histon.

Ackermann sagt dann noch: „Wäre zwischen der Nukleinsäure und dem Histon eine „salzartige" Verbindung vorhanden, so könnte man erwarten, daß die Kernsubstanz durch Extraktion mit Salzsäure glatt in unlösliche Nukleinsäure und lösliches Histonchlorhydrat zu zerlegen sei. Ich habe derartige Versuche unternommen, doch hat sich hierbei kein Nukleinsäurerückstand mit dem oben angenommenen typischen Phosphorsäuregehalt darstellen lassen." Er fand in einem mit 1proz. Salzsäure extrahierten Rückstand ungefähr 7,9 % P und 15,24 % N.

Es ist zuerst sehr fraglich, ob Ackermann's Material nur aus Zellkernen bestand, da die Blutkörperchen nur mit Kochsalzlösung behandelt worden waren. Die Masse, welche also wohl noch „Hüllen" enthielt, lieferte trotzdem mehr Phosphor als die Kerne von Plosz (3,39 : 2,4). Das Resultat der Berechnung, wonach die Masse aus 99,92 % Nukleinsäure-Histon bestehen soll, ist wohl sehr zweifelhaft. Danach würde ja der Kern oder fast die ganze Zelle nur aus einer chemischen Verbindung bestehen.

Auch Bang (1904) benutzte ganze Blutkörperchen zur Untersuchung. Er behandelte die mit 0,8proz. Kochsalzlösung gewaschenen Gänseblutkörperchen mit 0,1promilliger Natronlauge und fällte aus dieser Lösung durch Chlorkalzium. „Der Kalziumchloridniederschlag gab bei Behandlung mit 5proz. Kochsalzlösung eine nicht unbedeutende Substanzmenge ab, welche sich aus dem Filtrate durch Zusatz von mehreren Volumen Wasser ausfällen ließ. Der Niederschlag löste sich leicht in Wasser. Diese Lösung gab bei Sättigung mit Kochsalz einen Niederschlag von Histon, und aus dem Filtrate konnte ich auch die Nukleïnsäure darstellen. — Das Histonnukleinat der Gänseblutkörperchen besteht also nur aus Histon und Nukleinsäure."

Unsere Ausbeute aus den Arbeiten über die Vogelblutkörperchen ist also eine recht geringe. Wir können nur mit Sicherheit sagen, daß die Kerne der Vogelblutkörperchen P enthalten und daß die Verdauungsrückstände derselben in kohlensaurem Alkali langsam, in Ätzkali leicht, in verdünnter Säure unlöslich sind, dabei 2,4 bis 7,12 % P enthalten.

Freilich ist es ja wahrscheinlich, daß die Kerne der Vogelblutkörperchen reich an Nukleohiston sind, daß sie also reich an Nukleinsäure sind, aber ganz exakt erwiesen ist es nicht.

Gehen wir nun zur zusammenfassenden Beantwortung der Fragen über, ob es sicher bewiesen sei, daß Kerne Nukleinsäure enthalten und wie groß die Menge der in den Kernen enthaltenen Nukleinsäure eventuell sei, so ist folgendes zu sagen:

In den Kernen der Leukozyten ist Nukleinsäure nachgewiesen. Es ist wahrscheinlich, daß in den Kernen der Vogelblutkörperchen Nukleinsäure vorkommt. Die Köpfe der Lachsspermatozoiden sind reich an Nukleinsäure.

Sichere quantitative Bestimmungen über die Menge der Nukleinsäure in den Kernen haben wir nicht. Lilienfeld nimmt an, daß die Leukozyten zu Dreiviertel aus Nukleohiston bestehen. Für die Kerne der Vogelblutkörperchen berechnet Ackermann aus dem P-Gehalt, daß sie 99,92 % nukleinsaures Histon enthalten. Die Köpfe der Lachsspermatozoiden sollen 96 % nukleinsaures Protamin enthalten.

Es ist selbstverständlich, daß man aus den Resultaten dieser Untersuchungen nicht schließen darf, daß die Zellkerne allgemein Nukleinsäure enthalten. Beweise haben wir dafür nicht, denn es ist ja erst in normalen Zellkernen zweier Zellarten die Nukleinsäure makrochemisch nachgewiesen.

10. Plasmabrücken.

Eine besondere Behandlung müssen wir hier noch der Morphologie der Plasmabrücken zuteil werden lassen, wenn sie auch, wie wir sehen werden, nichts weiter sind als durch die Zwischensubstanz hindurchziehende, fein ausgezogene homogene Zytoplasmafäden, mittels deren benachbarte Protoplasten in Verbindung stehen.

A. Die Plasmabrücken der Pflanzen.

Vorkommen der Plasmabrücken im Pflanzenreich.

Die Plasmabrücken der Pflanzen sind feine Fäden von, wie wir später genauer sehen werden, normalem homogenen Zytoplasma, durch welche die Zytoplasmamassen benachbarter Zellen miteinander zusammenhängen. Der übrige Teil der Zytoplasmamassen ist durch eine Zwischensubstanz getrennt, welche bei den Pflanzen meist aus Kohlehydraten aufgebaut ist. Diese Zwischensubstanz, die Zellmembran, ist alsdann von feinen Perforationen durchsetzt, durch welche die Plasmabrücken hindurchziehen.

Nägeli hat anscheinend schon 1861 (Sitzb. d. k. b. Akademie der Wissenschaften 1861. S. 24 u. Fig. 44) in der Fläche der Tüpfel der Parenchymzellen von Cucurbita die Durchtrittsstellen der Plasmabrücken gesehen und abgebildet.

De Bary (Hofmeister 1866, S. 15) sah, daß die Querwand eines Pilzes durchbohrt war.

Perforationen der Tüpfelschließhäute (nicht Plasmabrücken) sind auch von Hofmeister an Schliffen durch die Endosperme von Phytelephas macrocarpa, Raphia taedigera und Caryota urens (Zimmermann 1893 a, S. 1) gesehen worden, welcher jedoch nichts über diesen Fund veröffentlichte, so daß man nicht weiß, was Hofmeister über die Porösität der Schließhäute gedacht hat.

Erst Goroshankin hat Plasmabrücken gesehen und als solche erkannt. Er hat 1877 in der Sitzung der Gesellschaft für Freunde der Naturwissenschaften zu Moskau (Botanische Zeitung 1883. S. 826) mitgeteilt, daß er Plasmabrücken zwischen dem Korpuskulum und der deckenden Endospermschicht beobachtet habe. Ich habe die Präparate von Goroshankin selbst gesehen und kann sagen, daß sie durchaus einwandfrei waren.

Trotz alledem muß Tangl (1879—81 und 1885) als der eigentliche Entdecker der Plasmabrücken gelten, da er durch seine Arbeiten erst die Aufmerksamkeit der Botaniker auf diese Gebilde gelenkt hat.

Fromann hat niemals Plasmabrücken gesehen, sie also auch nicht entdeckt, was ich gegenüber der unrichtigen Angabe von Kienitz-Gerloff betonen möchte. Jeder, der Fromann's Arbeiten

kritisch liest, wird das sofort erkennen. Man vergleiche dazu meine Arbeit über Volvox (1896 c) und das Schriftchen von Leiblinger (1903). Plasmabrücken verbinden, wie es scheint, im allgemeinen die Protoplasten aller Einzelzellen aller pflanzlichen Zellkörper und Zellfäden untereinander. Nur bei den grünen Algen kommen Zellkörper und Zellfäden vor, bei denen die Protoplasten der sie zusammensetzenden Zellen nicht durch Plasmabrücken verbunden sind.

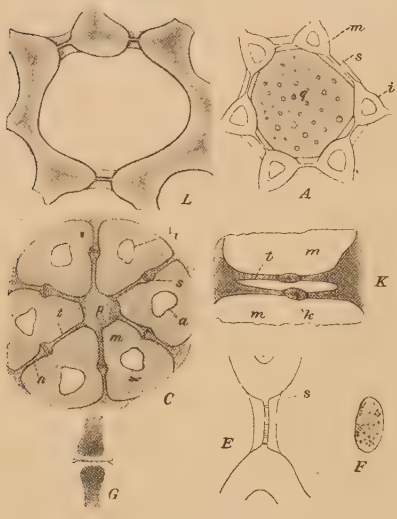


Fig. 165. Parenchymzelle von Nerium Oleander. *A* Querschnitt durch eine dickwandige Markzelle. *C* Verquollener Querschnitt einer ähnlichen Zelle, mit Tüpfelfüllungen. *E*, *s* Schnitt durch die Tüpfel einer Markzelle, die wirklichen Plasmabrücken zeigend. *F* Schließhaut mit Plasmabrücken, von der Fläche gesehen. *G* Gefärbte Tüpfelfüllungen und Schließhaut mit gestrichelter Mittellamelle. *K* Kopie von 2 Doppeltüpfelfüllungen aus der Fig. 22B von Kienitz-Gerloff (1891), welche Kienitz für Plasmabrücken erklärte. *L* Kollenchymatische Parenchymzelle der Rinde.

Ich habe für eine Gesamtheit von Zellen, welche durchaus zytoplasmatisch oder alloplasmatisch verbunden sind, den Namen Selbling vorgeschlagen (1902, S. 144). Die meisten Pflanzenindividuen sind Selblinge. Sicher und eingehend ist die Selblingnatur bewiesen von Kuhla (1900) für Viscum, von Hill (1901 b) für Pinus, von mir für Volvox und die Pilze. Außerdem gibt es aber Kolonien, die als Individuen auftreten, und dahin eben sind solche Zellfäden oder Zellkörper bildende Algen zu rechnen, deren Zellen nicht zytoplasmatisch verbunden sind, z. B. Spirogyra, Mesocarpus, Ulothrix, Zygnema, Oedogonium, Scenedesmus (Kohl 1902, S. 344).

Sicher bewiesen ist das Vorkommen von Plasmabrücken für die Angiospermen, Koniferen (Hill 1901), Filices (Kienitz 1902, Kohl 1902), Lykopodiaceen (Kienitz 1902), Equisetaceen (Poirault 1893), Selaginellaceen (Strasburger 1901), Moose (Kienitz 1902, Piskernik 1914), Pilze mit septierten Hyphen (Wahrlich 1892), Bakterien (Arthur Meyer 1897). Unter den Chlorophyceen sind es Volvox (Meyer 1896 c) und Chaetopeltis (Kohl 1902), bei welchen Plasmabrücken sicher erkannt sind.

Bei den Phaeophyceen und Rhodophyceen sind die Plasmabrücken bisher nicht mit Sicherheit nachgewiesen worden (Kienitz 1902 und Kohl 1902), doch ist zu erwarten, daß der Nachweis der Plasmabrücken auch dort noch gelingen wird.

Bei Benutzung der über Plasmabrücken handelnden Schriften hat man sein Augenmerk auch darauf zu richten, ob nicht Tüpfelfüllungen mit Plasmabrücken verwechselt worden sind. Ich habe zur Orientierung über dies Verhältnis in Fig. 165 Tüpfelbrücken von Nerium (E, F, G) und Tüpfelfüllungen von Nerium, welche Kienitz-Gerloff (1891) für Plasmabrücken hielt, in C und K abgebildet.

Die gleiche Verwechslung zwischen Plasmafüllungen und Plasmabrücken finden wir bei Hillhouse (1883), Terletzki (1884 a), Alfred Fischer (1886), Coulter (1889), Laubert (1897). Ich habe (1896 a) auf diese Tatsache aufmerksam gemacht (vgl. auch Arth. Meyer 1912, S. 90, Anm. 1). Wie notwendig meine Kritik war, mag die dem Bonner Lehrbuch entnommene Figur 166 und deren Beschreibung zeigen, welche zugleich zur Ergänzung der Fig. 165 dienen mag.

Die Gestalt der Plasmabrücken.

Die lebenden Plasmabrücken haben das Aussehen normaler, feiner Zytoplasmafäden, in denen keine optisch erkennbaren ergastischen Körper liegen. Overton (1889, S. 117) hat angegeben, es kämen Stärkekörner in den Plasmabrücken vor. Das ist, wie ich 1896 c, S. 205 zeigte, unrichtig und erklärt sich daraus, daß noch beim Verquellen der Protoplasten Stärkekörnchen in die Perforationen gepreßt werden können.

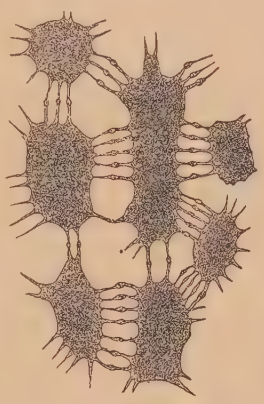


Fig. 166. Junge Rindenzellen von Nerium Oleander im Längsschnitt nach Behandlung mit Chlorzinkjod und Methylenblau, um die zytoplasmatischen Verbindungen zwischen den Zellen zu zeigen. Nach Kienitz-Gerloff. Vergr. 900. (Taf. I, Fig. 22 A). Abbildung und Beschreibung aus dem Bonner Lehrbuch, 2. Aufl. 1895.

Man kann das optische Verhalten der lebenden Plasmabrücken am besten bei Volvox aureus studieren (Arth. Meyer 1896c, S. 194). Man erkennt, daß dessen Plasmabrücke „ein fadenförmiges, gerades, farbloses und homogenes Gebilde“ ist, von der Lichtbrechung, wie sie eben reine feine Zytoplasmafäden zeigen.

Im toten Zustand können diese Plasmabrücken, wie wir sehen werden, wenn sie richtig fixiert worden sind, immer noch homogen erscheinen, meist aber werden sie beim Absterben in verschiedener Weise inhomogen. Man kann durch Färben der entfetteten Schnitte des Endosperms von Latania borbonica (1897 a, S. 171) mittels Bayrischblau oder Safranin oder Methylviolett und Untersuchung in Glyzerin die Fadenförmigkeit und Gleichartigkeit auch dieser Plasmabrücken erkennen. Strasburger hat solche Präparate auch hergestellt und sich von Homogenität und Gleichartigkeit der Fäden überzeugt (1901, S. 504, Fig. 2).

Wendet man ein richtiges Fixierungsmittel an, so kann man sich auch bei Viscum von der Homogenität der Plasmabrücken überzeugen (Arth. Meyer 1897 a, S. 166).

Strasburger macht die Annahme, daß die Plasmabrücke kein einheitliches Gebilde sei, daß sie vielmehr aus zwei von den Nachbarzellen entspringenden Hälften bestände, welche nur in der Mitte zusammenstießen. Er beruft sich für diese Annahme wesentlich auf eine Erscheinung, die er bei der Plasmolyse beobachtete.

Er plasmolysierte die Zellen des Blattes von Mnium affine mit 12proz. Salpeterlösung (S. 563 und 565) und erreichte dann,

daß der Protoplast sich nicht glatt von der Wand loslöste, sondern durch Protoplasmafortsätze mit der Wand teilweise in Verbindung blieb. Wie schon Gardiner (1884, S. 80), sah auch er die Plasmafäden teilweise an freien Stellen der Zellwand, teilweise an Tüpfeln münden (S. 567). Er färbte auch plasmolysierte Objekte nach der Pyoktaninmethode und sah, daß ein Zytoplasmafaden sich einer ganzen Tüpfelschließhaut ansetzte, oder daß mehrere Zytoplasmafäden sich je an eine Plasmabrücke einer Tüpfelschließhaut ansetzten (S. 568).

„Die Untersuchung des entsprechend behandelten Materials lehrte zugleich, daß bei anhaltender Plasmolyse die Plasmodesmen aus den Membranporen fast stets hervorgezogen werden. Nur stellenweise reißt der Protoplasmafaden ab und bleibt die Plasmaverbindung in der Schließhaut stecken.“ Strasburger illustriert dann durch einige Abbildungen vorkommende Fälle und sagt zuletzt: „In Fig. 53, Taf. XV (siehe unsere Fig. 167) ist ein Teil der Plasmodesmen in der Schließhaut verblieben und hängt durch Plasmafäden mit dem kontrahierten Protoplasten zusammen. In der Wand der Fig. 52, Taf. XV blieben endlich die Plasmodesmen an der einen Seite der Mittellamelle in der Wandung zurück, an der anderen waren sie hervorgezogen. Dieser Fall ist besonders belehrend, weil er sich auch für die Vorstellung verwerten läßt, daß die von den angrenzenden Zellen entsandten Plasmodesmen nicht eine Einheit darstellen, vielmehr innerhalb der Mittellamelle mit ihren Enden nur aufeinander stoßen und dort sich innig vereinigen.“

Fig. 167. *a* und *b* Blattzellen von Mnium affine mit 10proz. Salpeterlösung plasmolysiert und dann fixiert. Das Verhalten der Plasmabrücken zeigend. Nach Strasburger 1901, Taf. XV, Fig. 53 und 52.

Kienitz-Gerloff (1902, S. 108) spricht sich folgendermaßen gegen diese Annahme von Strasburger aus: „Auch für die von Strasburger entwickelte Vorstellung, daß die von den angrenzenden Zellen entsandten Plasmodesmen keine Einheit darstellen, vielmehr innerhalb der Mittellamelle mit ihren Enden nur aufeinanderstoßen und dort sich innig vereinigen sollen (1901, S. 569), vermag ich keine ausreichende Stütze in der Tatsache zu erkennen, daß mitunter bei der Plasmolyse die Plasmodesmen an der einen Seite der Mittellamelle in der Wandung stecken bleiben, an der anderen hervorgezogen werden. Denn Strasburger selbst gibt an, seine Figuren zeigen es, und meine Untersuchungen haben es mir ebenfalls wiederholt gelehrt, daß das Durchreißen an den verschiedensten Stellen erfolgt.“

Kienitz hat in der Tat vollkommen recht; dieser Einzelfall kann gegenüber den zahlreichen Fällen, in denen bei solchen Ver-

suchen die Plasmabrücken an beliebigen Stellen durchreißen, für eine solche Vorstellung nicht verwertet werden.

Auch eine andere Argumentation Strasburger's ist nichts weniger als zwingend. Er nimmt (1901, S. 594) auf Grund einer höchstwahrscheinlich unrichtigen Behauptung an, daß Pfropfreis und Unterlage in den Wänden der sich berührenden artfremden Zellen Plasmabrücken bilden und gegeneinander hintreiben. Daraufhin und auf Grund der Tatsache, daß Zytoplasmamassen verschiedener Spezies meist nicht miteinander verschmelzen, meint er, daß die Plasmabrücken aus zwei Hälften beständen, nicht homogen seien. Er sagt: „Nun aber sehen solche Plasmaverbindungen an den Veredelungsstellen durchaus nicht anders aus als jene, welche nebenan die spezifisch gleichen Protoplasten eines der beiden Symbionten vereinigen. Das erweckt die Vorstellung, daß Plasmodesmen überhaupt nicht auf Substanzvermischung der aufeinanderstoßenden Plasmafortsätze, sondern nur auf ihrem intimen Kontakt beruhen, daß somit bei der plasmodesmalen Vereinigung die Individualität der Protoplasten gewahrt bleibt."

Die Plasmabrücken sind bei Pflanzen, wie gesagt, normalerweise einfache Fädchen. Nur zwei Beobachtungen sind mir bekannt, welche zeigen, daß sie manchmal verzweigt sein können, einmal die, welche ich bei Volvox aureus machte (1896c, S. 198) und dann diejenige von Strasburger bei Selaginella. Die verzweigten Plasmabrücken von Volvox sind in Fig. 168 dargestellt.

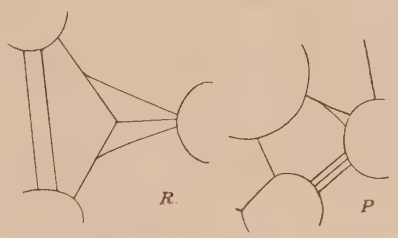


Fig. 168. Verzweigte Plasmabrücken von Volvox aureus. Nach Arthur Meyer (1896c), Fig. *P* und *R*.

Die Länge der Plasmabrücken hängt selbstverständlich bei den Pflanzenzellen von der Dicke der Membran ab, welche sie durchsetzen müssen, und es ist selbstverständlich, daß sie mit der Verdickung einer Zellwand oder einer Tüpfelschließhaut an Länge zunehmen müssen. Die Länge der Plasmabrücken des Endosperms von Strychnos nux vomica beträgt ungefähr 25 μ. Hill gibt die Länge der Plasmabrücken der Parenchymzellen der Keimlinge, welche die Tüpfelschließhäute durchsetzen, auf 1 bis 2 μ an (1901b, S. 87), und ich fand sie bei den Querwänden der Hyphen von Aspergillus (1902, S. 147) nicht länger als 0,15 μ.

Die Dicke der Plasmabrücken ist sehr verschieden. Gardiner teilt mit (1884a, S. 86), daß er die dicksten Plasmabrücken in den Siebröhren, die nächst dickeren in den Endospermen, die feinsten in den Blattpolstern beobachtet habe. Bezüglich der Endosperme beobachtete Gardiner (1883, S. 846), daß die Plasmabrücken bei Calyptronoma wenig zahlreich und relativ stark, bei Oncosperma zahlreich und dabei so fein waren, daß man sie kaum sehen konnte. Dagegen ist besonders zu betonen, daß Kuhla (1900, S. 31) fand, daß die Dicke der Plasmabrücken in allen Zellen des Vegetationskörpers von Viscum album annähernd gleich ist. Bei Cucurbita dagegen fand er folgendes: „Am dünnsten und am spärlichsten in

der Anzahl sind die Verbindungen zwischen Siebröhren und Kambiform, etwas dicker und unverhältnismäßig zahlreich sind die Plasmaverbindungen zwischen zwei nebeneinander verlaufenden Siebröhren resp. zwischen diesen und angrenzenden Geleitzellen, am dicksten und am dichtesten über die Wand verteilt sind die Siebporen in den Siebplatten."

Kienitz-Gerloff sagt (1902, S. 102) über die Plasmabrücken der Pilzzellen: „Bald sieht man einen Faden von außerordentlicher Feinheit zwischen den Protoplasmakörpern der einzelnen Zellen, so z. B. auch bei Claviceps, bald erreicht dieser eine Dicke von 1 μ." Ich schrieb 1902, S. 147: „Die Dicke der Plasmabrücken der Pilze läßt sich an den mit Chlorzinkjod behandelten Hyphen genügend genau feststellen, wenn man darauf achtet, daß die Verquellung der Membran möglichst gering bleibt. Die Plasmaverbindungen an der Basis der gekammerten Sporen sind ungefähr 0,3 μ, die dünnerer Hyphen höchstens 0,2 μ dick. Wahrlich (S. 17) schätzt die Dicke der dünnsten Verbindungen auf 0,1 μ, die der dicksten auf 1,5 μ, doch glaube ich, daß die letztere Zahl sich auf unfertige Plasmabrücken bezieht. Bei Volvox beträgt die Dicke der Plasmaverbindungen wohl auch annähernd 0,2 μ. Bei den Angiospermen sind die Plasmabrücken dünner, bei Viscum ungefähr 0,15 μ dick."

Reaktionen der Plasmabrücken.

Die im intakten lebenden Zustand völlig optisch homogenen und fadenförmigen Plasmabrücken werden vor und beim Absterben durch zahlreiche Reagentien inhomogen oder verlieren ihre glatte Fadenform. Ich habe diese Reaktionen besonders sorgfältig an den Plasmabrücken von Volvox aureus studiert und sagte darüber (1896c, S. 194):

„Wenn man die Volvoxkugel durch einen schwachen Druck auf das Deckglas ein wenig schädigt, so verändert sich die Plasmaverbindung; sie scheint etwas abzuflachen, etwas zu quellen und schwächer lichtbrechend zu werden. Sie wird durch den Reiz anscheinend veranlaßt, mehr Wasser aufzunehmen. Weiter gehen die Veränderungen in der Form der Plasmaverbindungen, wenn man die Kugel stärker drückt, so daß sie platzt, oder wenn man die Kugel längere Zeit unter Druck erhält, so daß die Zellen langsam absterben.

Die ganze Masse der gequollenen Plasmaverbindungen scheint dann mehr und mehr den Gesetzen zu gehorchen, welche leblose Flüssigkeiten beherrschen. Man erhält Erscheinungen, wie sie bei jeder zähflüssigen Flüssigkeit zu beobachten sind, welche man in Wasser zu einem Faden ausgezogen hat. Es entstehen im Faden spindelförmige Anschwellungen, an deren Enden der Faden verdünnt erscheint; die Spindeln ziehen sich mehr und mehr zu Kugeln zusammen, welche dann nur durch sehr feine Fäden verbunden sind („kettig" gewordene Plasmaverbindungen), die unter Umständen auch durchreißen können („tropfigwerden" der Plasmaverbindungen).

Tötet man Plasmaverbindungen dadurch, daß man Chloroformdampf auf die im Wasser liegenden Kugeln einwirken läßt, so werden sie ebenfalls regelmäßig kettig.

Kettigwerden, dann Tropfigwerden der Plasmaverbindungen tritt auch bei Zusatz von etwas Salmiakgeist zu einem Tropfen Wasser ein, in dem die Volvoxkugeln liegen. Stärkerer Salmiakgeist und schwache Kalilauge verquellen die ganzen Protoplasten sofort und man sieht, daß die Reste des Plasmaleibes in die Kanäle der mit verquellenden Protoplasmaverbindungen hineinschießen. Gerade bei dieser Reaktion kann man leicht erkennen, daß bei Verquellung allerhand Inhaltsstoffe der Protoplasten in die Kanäle der Plasmaverbindungen hineingetrieben werden. Dasselbe erfolgt in allen Fällen, in denen zu langsame Härtung

der Protoplasten erfolgt, und daraus erklärt sich auch das Vorkommen von Stärkekörnern in Plasmaverbindungen in Volvoxkugeln, die zu langsam in heißem Wasser abstarben.

Versucht man die Plasmaverbindungen durch heißes Wasser zu fixieren, so tritt stets Kettigwerden oder sogar unregelmäßiges Tropfigwerden ein, ehe Härtung erfolgt. Fig. D 1 (siehe unsere Fig. 162, 1) stellt eine Plasmaverbindung aus einer Volvoxkugel dar, welche in ein Schälchen mit kochendem Wasser hineingeworfen worden war. Die Plasmaverbindung wurde mit Säurefuchsin gefärbt, wodurch Körnchen in ihr bemerkbar werden. Durch Jod färben sich derartige Körnchen dunkelbraun; selten finden sich blauwerdende Körnchen (Stärke). Fig. D 2 (unsere Fig. 162, 2) ist nach Plasmaverbindungen einer Volvoxkugel gezeichnet, die in einen Tropfen Wasser geworfen wurde, welcher vorher auf dem Objektträger zum Sieden gebracht worden war.

Setzt man 3proz. Essigsäure einem Tropfen Wasser zu, in dem eine Volvoxkugel unter dem Deckglase liegt, so schwellen die Plasmaverbindungen sofort an und werden undeutlicher, dann werden sie kettig und schließlich tropfig. Trägt man die Kugeln in viel 3proz. Essigsäure ein, und läßt man sie darin 2 Tage liegen, so werden die Plasmaverbindungen zarter und dabei unregelmäßig „körnigkettig“ und „körnig“. Fig. E (unsere Fig. 162, E).

Auch 1proz. Formaldehyd verhält sich ähnlich wie die verdünnte 3proz. Essigsäure, aber selbst 4proz. Formaldehydlösung fixiert die Plasmaverbindungen nicht, sondern bringt sie zum unregelmäßigen Zerfall.

Merkwürdigerweise zerfallen die Plasmaverbindungen auch sofort in 25proz. Salzsäure.

Auch 1proz. Chromsäurelösung gehört zu denjenigen Stoffen, welche das Kettigwerden nicht verhindern können.

Tropfigwerden tritt dagegen in einer 1proz. Chromsäure nicht mehr ein. Läßt man eine Volvoxkugel 3 Stunden in einer 1proz. Chromsäure liegen, so sind die Plasmaverbindungen entschieden zahlreicher und die Tropfen der Ketten unregelmäßig kontrahiert, Fig. F (unsere Fig. 162 F). Es tritt Oxydationslösung ein, die bei konzentrierter Chromsäure so schnell verläuft, daß man sie unter dem Mikroskop direkt verfolgen kann. Die Chromsäure löst Zellkern und Pyrenoid zuletzt.

4proz. Ferrozyankaliumlösung kontrahiert die Protoplasten und auch die Protoplasmaverbindungen, fixiert letztere aber nicht, sondern bewirkt den Zerfall derselben zu Tropfen und Körnern. Säuert man die Lösung mit etwas Essigsäure an, so wirkt die Lösung quellend und zerstörend auf die Plasmaverbindungen, während sie Zilien gut erhält.“

Die Plasmabrücken von Viscum verhalten sich ganz ähnlich zu den besprochenen Reagentien wie die von Volvox. In Alkohol oder siedendem Wasser werden sie tropfig, Chromsäure und Formaldehyd erhalten ihre glatte Fadenform nicht. Dreiprozentige Essigsäure und Eau de Javelle zerstören sie auch (Arth. Meyer 1897a, S. 166).

Ein besonderes Interesse besitzt das Verhalten der Plasmabrücken gegen Reagentien, welche zur Fixierung des Protoplasten benutzt worden sind.

Ich teile zuerst das mit, was ich über das Verhalten der Plasmabrücken von Volvox aureus zu solchen Fixierungsmitteln 1896c, S. 195 gesagt habe:

„Eine Reihe von Stoffen, welche man als mehr oder weniger gute Fixierungsmittel der Plasmabrücken bezeichnen kann, töten die Plasmaverbindungen so schnell, daß Kettigwerden nicht mehr eintritt, oder nur dann, wenn die Stoffe zu langsam eindringen, und daß die Plasmabrücken ihre gleichmäßige Dicke nicht verlieren, wir wollen sagen, „lineal“ bleiben. Dabei verändern jedoch diese Fixierungsmittel die Plasmaverbindungen mehr oder weniger, indem sie wohl mit einem oder dem anderen Stoffe der zähen Flüssigkeit eine Verbindung eingehen, so daß die linealen Plasmaverbindungen inhomogen werden können.

Von diesen Fixierungsmitteln wirkt zuerst die Osmiumsäure vorzüglich. Trägt man die Kugeln in 1proz. Osmiumsäure ein und läßt man sie 1 Stunde darin liegen, so findet man sie meist homogen, lineal und farblos (Fig. G

unsere Fig. 162, G) und hier und da sieht man einzelne Vakuolen in den Fäden auftreten, selten einzelne Tropfen. Dagegen fixieren Flemming's und Altmann's Lösung schlecht.

Sehr gut fixierend wirkt eine 2proz. Lösung von Goldchloridnatrium dann, wenn man die Kugeln in die Lösung einträgt und einen Tag darin liegen läßt. Selbst wenn man nur zu der in Wasser unter dem Deckglase liegenden Kugel seitlich etwas der Goldchloridlösung zufließen läßt, bleiben die Fäden lineal und werden kaum etwas inhomogener.

Dagegen zerstört Platinchlorid in 5proz. Lösung die Plasmaverbindungen.

Jod in verschiedenen Lösungen wirkt gut fixierend. Am homogensten bleiben die Plasmaverbindungen bei Behandlung mit Wismutjodidjodkalium. Legt man die Kugeln in die braune Lösung 12 Stunden ein, so ist die Fixierung eine vollständige und schöne. Die Plasmaverbindungen färben sich in der Lösung braun. Gut fixierend wirkt auch eine jodreiche Jodjodkaliumlösung (1) von folgender Zusammensetzung: 3 Jod + 3 Jodkalium + 20 Wasser. Die Plasmaverbindungen bleiben darin lineal, zerfallen aber meist in kurze Stäbchen (sie werden „stäbig") oder Körnchen. Die Zilien werden dabei glatt fixiert und etwas weniger dunkel gefärbt als die Plasmaverbindungen. Eine schwächere Jodlösung (II) bestehend aus 0,5 Jodkalium + 100 Wasser und Jod im Überschuß, fixiert viel schlechter. Meist reißen die Plasmaverbindungen in dieser Lösung an beliebigen Stellen durch und werden wellig und körnig.

Kaliumquecksilberjodid läßt Zellen und Plasmaverbindungen sofort verquellen und letztere tropfig werden und zerfallen; nur der Stärkeherd der Zellen tritt scharf hervor.

Pikrinsäure in gesättigter Lösung fixiert sofort ziemlich gut, so daß die Plasmaverbindungen darin erhalten bleiben; aber stets werden letztere stäbig oder körnig.

Von Säuren wirkt konzentrierte Salpetersäure gut fixierend, macht die Verbindungen aber zart. Sie färbt die Verbindungen schwach gelblich; die Färbung wird nach Zusatz von Ammoniak etwas kräftiger.

Etwas weniger gut wirkt Millon's Reagens, doch bleiben in demselben die Plasmaverbindungen auch nach 12stündigem Liegen gut erhalten.

Eine eigentümliche Wirkung übt Phosphormolybdänsäure (5proz.) aus. Legt man die Kugeln einige Stunden in diese Lösung, so findet man die Plasmaverbindungen anscheinend in etwas unregelmäßige, aber doch fast lineale Röhren verwandelt, welche Körnchen in verschiedener Zahl einschließen, wie es in Fig. H dargestellt ist.

Kaliumbichromat in 3proz. Lösung kontrahiert die Protoplasten stark. Läßt man die Kugeln 12 Stunden in der Lösung, so sind viele Plasmaverbindungen noch erhalten, aber alle mehr oder weniger gekrümmt, schwach körnig und schwach vakuolig, so daß Kaliumbichromat zu den schlechten Fixierungsmitteln zu rechnen ist."

Über die Fixierung der Plasmabrücken der Phanerogamen sagte ich 1897a (S. 166) folgendes: „Im allgemeinen verhalten sich die Plasmaverbindungen der Phanerogamen gegen Fixierungsmittel so, wie die von Volvox. Die Plasmaverbindungen des Parenchyms der Außenrinde von Viscum werden durch 1 proz. Osmiumsäure völlig homogen fixiert; etwas weniger gut fixiert konzentrierte Jodjodkaliumlösung, ebenso Kaliumwismuthjodidlösung, während in schwächerer Jodjodkaliumlösung die Plasmaverbindungen körnig werden. Flemming's Lösung, Formaldehyd sind relativ schlechte Fixierungsmittel.

Färbung der Plasmabrücken.

Zum deutlichen Sichtbarmachen der oft äußerst zarten Plasmabrücken der Pflanzen kann man Jod oder Farbstoffe benutzen. Dabei verhalten sich die Farbstoffe je nach der Art der Fixierung der Plasmabrücken verschieden und lassen sich im allgemeinen sehr

intensive Färbungen der Plasmabrücken nur bei Anwendung von Beizen erhalten.

Über die Jodfärbung habe ich mich 1897a (S. 168) genau ausgesprochen; auch 1896c beschrieb ich (S. 197) einige Versuche mit den Plasmabrücken von Volvox.

Zur direkten Färbung von Plasmabrücken der höheren Pflanzen eignet sich Bayrischblau (Natronsalz der Diphenylaminblau-trisulfosäure) der Aktiengesellschaft für Anilinfabrikation in Berlin und Säureviolett 6B der Farbenfabrik von Fr. Bayer & Comp. in Elberfeld (siehe Arth. Meyer 1897a, S. 171). Gardiner (1888, S. 55 – 60) hat zuerst einen Farbstoff zu demselben Zweck angewandt, den er als Hoffmannsblau von der Drogenhandlung Morelli in Würzburg bezogen hatte. Die Färbungen sind nicht intensiv. Mit Osmiumsäure fixierte Plasmabrücken von Volvox aureus wurden auch durch 12stündiges Einlegen in eine sehr verdünnte wässerige Methylviolettlösung (5B 59 von Bayer) deutlich gefärbt.

Mit Osmiumsäure oder Alkohol fixierte Plasmabrücken kann man mit Hämatoxylinlösung auch folgendermaßen färben: Man legt die Schnitte 24 Stunden in Delafield'sche Hämatoxylinlösung, wäscht sie dann einige Minuten in 60proz. Alkohol, dem man 0,5% Salzsäure zugesetzt hat, dann in gleichem Alkohol, dem man auf 100 ccm 10 Tropfen Ammoniak zusetzte und überträgt sie in absoluten Alkohol, Xylol, Kanadabalsam.

Die beste Methode zur Intensivfärbung von Plasmabrücken ist die mittels Jodbeize und nachfolgender Tingierung durch Farbstoffe, welche mit Jod eine tief gefärbte Verbindung eingehen. Ich habe 1897a (S. 174) eine gut durchgearbeitete Methode beschrieben, welche auf der Beizung der Plasmabrücken mittels Jod + Schwefelsäure und auf nachfolgender Färbung mit Methylviolett (Merck's Pyoktanin, Methylviolett B und 5B von Bayer & Co. in Elberfeld, oder 5B der Badischen Anilin- und Sodafabrik) beruht. Etwas verändert worden ist die Methode von Kuhla (1900, S. 30); ich habe sie unter Berücksichtigung dieser unserer Verbesserung in meinem Praktikum (1907, S. 168) beschrieben.

Sie ist bei Phanerogamen fast allgemein brauchbar, auch bei Pilzen gut verwendbar (Arth. Meyer 1902, S. 141).

Gardiner (1896) beschreibt seine Kolossow-Safranin-Methode. Es wird mit Pikrinsäure oder Schwefelsäure usw. die Membran zum Quellen gebracht, mit Kolossow's Gemisch (Uranitrat und Osmiumsäure) und mit gesättigter Lösung von Safranin oder mit Gentianaviolett usw. gefärbt und in Glyzerin untersucht.

Die Knöpfchen oder Knötchen der Plasmabrücken.

Zum Nachweis der Plasmabrücken in Zellmembranen ist man oft gezwungen, eine Quellung der Zellmembranen oder der Schließhaut der Färbung der Plasmabrücken vorausgehen zu lassen. Diese Quellung vermindert meist die Färbbarkeit der Membran und verlängert die Plasmabrücken, was bei sehr dünnen Schließhäuten für die Erkennung der Plasmabrücken vorteilhaft ist.

Nun sind allermeist die verschiedenen Lamellen, welche eine Membran zusammensetzen, nicht gleich stark quellbar und dann

bleiben die in den schwerer quellbaren Lamellen liegenden Stücke der Plasmabrücken relativ kurz und dick. Die stärker quellbaren Lamellen finden ja an den schwächer quellbaren einen Halt und können sich nicht gleichmäßig ausdehnen. Wäre letzteres der Fall, so würden die Poren der quellenden Membranlamelle sich erweitern, so aber müssen sich die Partien der Poren, welche in den stärker quellbaren Lamellen liegen, verengern. So werden die Plasmabrückenpartien in den stärker quellenden Lamellen dünner und länger als sie vor der Quellung waren. Damit bekommen die Plasmabrücken in Membranen, welche aus Lamellen verschiedener Quellbarkeit bestehen, ein mehr oder weniger perlenschnurähnliches Aussehen. Da meist die Primärmembran der Zellmembranen schwerer quellbar ist als die Folgelamellen, so bildet sich meist ein Knötchen in der Mitte der in der quellenden Membran liegenden Plasmabrücke (siehe Fig. 169 u. 170).

Fig. 169. Rindenzellen des Stengels von Hylocomium splendens (Längsschnitt mit nach 48 Stunden langer Quellung in Schwefelsäure 1+3 nachgewiesenen Plasmabrücken.

Schon Gardiner (1888, S. 75) führte die größere Dicke der Plasmabrücken in der Nähe der Mittellamelle der gequollenen Präparate

a *b*

Fig. 170. *a* Wände aus dem Rhizomparenchym von Polypodium mit Plasmabrücken. Nach Kienitz (1902, Fig. 7 und 8); *b* Plasmabrücken aus dem Querschnitt der Achse von Lycopodium clavatum. Nach Kienitz (1902, Fig. 9).

auf die stärkere Quellung der dem Zellumen angrenzenden Wand- und Schließhautpartie zurück und Kienitz (1891, S. 44) erklärte die Knöpfchen aus der geringeren Verquellung der Mittellamelle der Schließhäute. Ich sagte 1897a, S. 168: „Ich halte die Erklärung von Gardiner und Kienitz im allgemeinen für richtig, will jedoch darauf aufmerksam machen, daß solche Knöpfchen in der Mitte der sonst völlig gleichmäßig fadenförmigen Plasmaverbindungen des Endosperms von Latania, in einzelnen Fällen schon beobachtet werden können, wenn man entfettetes Material direkt, ohne Quellung durch Säure, in Bayrischblau färbt und in Wasser oder Glyzerin betrachtet. Wahrscheinlich wirkt hier die stärkere Quellbarkeit der äußeren Membranpartien in Wasser mit.“ Auch Kuhla (1900, S. 46) sagt deshalb: „Verdickungen im mittleren Teile der Plasmaverbindungen sind, da keine Quellung stattfindet, nicht wahrzunehmen.“

Kohl erkannte auch (1900, S. 366) bei Untersuchung des Endosperms von Phytelephas den Zusammenhang zwischen dieser Knotenbildung und der Quellung der Lamellen und wies noch-

mals bei der Besprechung der Plasmabrücken von Catharinea (1902, S. 348) darauf hin.

Wie die Quellung der Membran bei Untersuchung der Plasmabrücken der Pilze noch in anderer Weise zu Täuschungen Veranlassung geben kann, habe ich 1902 (S. 147) auseinandergesetzt.

Das Vorkommen der Plasmabrücken in den Membranen.

Da die Verbindung der Protoplasten durch Plasmabrücken eine physiologische Notwendigkeit ist, so durchsetzen die Plasmabrücken alle völlig tüpfelfreien Membranen direkt als homogene Fäden (Strychnos nux vomica); da wo Tüpfel zwischen Zellen auftreten, sind die Schließhäute derselben, soweit untersucht, bei Lebzeiten der Zelle stets von Plasmabrücken durchzogen. Selbst der Torus der Hoftüpfel noch lebender junger Tracheen besitzt Plasmabrücken (Russow 1883, S. 16 u. Hill). Meist finden sich auch da, wo Tüpfel vorhanden sind, die Plasmabrücken[1]) nur in diesen, in seltenen Fällen sind gleichzeitig Wandbrücken vorhanden (Endosperm von Lodoicea sechellarum [Fig. 171] oder Zellen der Sprosse von Polytrichum [Kienitz-Gerloff 1902, S. 98]).

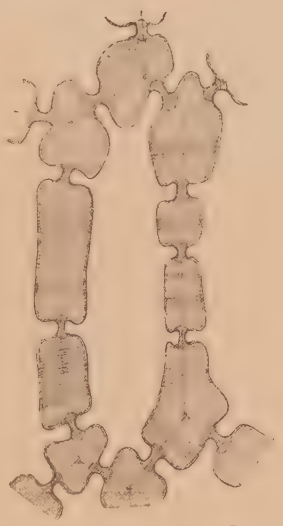


Fig. 171: Nach Fig. 19, Tafel 69, aus Gardiner (1883) kopiert. Auf $^2/_3$ verkleinert. Endospermzelle von Lodoicea sechellarum m. Wandbrücken und Tüpfelbrücken, welche durch Behandlung der Membran mit Jod und Chlorzinkjod sichtbar gemacht worden sind. 366fach vergrößert.

Die Tüpfelschließhaut halber, von vornherein nicht für die Stoffleitung bestimmter Tüpfel, ebenso die Schließhaut nachträglich halbierter, ursprünglich zur Stoffleitung bestimmter Tüpfel ist stets frei von Plasmabrücken.

Kuhla (1900, S. 49) konnte für Viscum nicht mit Sicherheit entscheiden, ob die Schließhäute halber, an die Interzellularräume grenzender Tüpfel Plasmabrücken führen. Auch Strasburger (1901, S. 513) mußte die Frage für Viscum, Salix, Populus, Robinia unentschieden lassen. Hill jedoch (1901 b) hat sicher erkannt, daß bei Trennung der Pallisadenzellen der Keimblätter von Pinus pinea die Plasmabrücken aus den halbierten Tüpfelschließhäuten verschwinden.

In den Tüpfeln (Fühltüpfeln) der Epidermis-Außenwände der Ranken von Cucurbita fand Strasburger (1901, S. 516) keine Plasmabrücken.

Auch Wandbrücken sind in Zellwänden, die keine zwei Protoplasten trennen, niemals gefunden worden. So konnte Pfeffer

[1]) „Wandbrücken" will ich die Plasmabrücken nennen, welche die Zellwand direkt durchsetzen, „Tüpfelbrücken" diejenigen, welche durch die Tüpfelschließhäute dringen. Diese Bezeichnungen sind wohl besser als die von Kohl (1900) vorgeschlagenen: „solitäre und aggregierte Plasmabrücken"; denn es gibt auch Tüpfel, welche nur eine Plasmabrücke enthalten und die „solitären Plasmabrücken" stehen meist sehr dicht.

(1881—85, S. 479) in den Außenwänden der Epidermiszellen von Ranken keine Plasmabrücken finden, und die von Gardiner (1898. S. 109 und Fig. 6) angegebenen Plasmabrücken der Außenwände von Tamus communis und Lilium Martagon wurden von Strasburger (1901, S. 516) als Kanälchen erkannt, deren Inhalt kein Zytoplasma ist.

Im Anschluß an diese Erörterung mag erwähnt werden, daß in den Membranen der Zellen von Aesculus, welche einem Senker von Viscum direkt anlagen, die Plasmabrücken nur in der inneren Hälfte der Membran, bis zur Mittellamelle, erhalten bleiben (Kuhla 1900, S. 51).

Die Zahl der Plasmabrücken.

Die Zahl der Plasmabrücken, welche zwei einkernige Zellen miteinander verbinden, ist sehr verschieden groß. Gut untersucht ist das Verhältnis für Volvox aureus. Dort steht jede Zelle der trophischen Hemisphäre durch eine, selten zwei Plasma-

Fig. 172. Halbschematischer Querschnitt durch den Thallus von Peltigera canina, nach Salter. Die Striche in den Querwandregionen bedeuten genau die an diesen Stellen gefundenen Plasmabrücken. Vergrößerung 460fach. Nach Fig. 6 aus Arthur Meyer (1902).

brücken mit jeder ihrer Nachbarzellen in Verbindung (Arthur Meyer 1896 c, S. 199). In der generativen Hemisphäre sind die vegetativen Zellen stets durch zahlreichere Plasmabrücken mit ihren Nachbarzellen verbunden. Bei Zellen, welche nicht mit solchen vegetativen Zellen in Verbindung standen, welche Fäden nach einer Spore sandten, zählte ich z. B. folgende Anzahl von Plasmabrücken: 112113, 23133, 303103. „Es gibt jedoch auch Fälle, in denen die Zahlen niedriger sind. Je näher die Zellen einer Spore liegen, um so zahlreicher werden die Plasmabrücken, so daß die direkt der Spore angrenzenden Zellen oft Zahlen wie 42633, 45634 aufweisen. Die größte Zahl der Fäden senden dann stets die Nachbarzellen der Spore nach dieser. Der in meiner Arbeit dargestellte Fall 64364 ist einer von mittlerer Zahl. Es kommen z. B. Fälle mit 656465 vor.“

Danach sind 1 bis 6 Plasmabrücken zwischen zwei einkernigen Nachbarzellen zu verzeichnen.

In Zellfäden findet man die Querwände der ein- oder mehrkernigen Zellen meist nur von einer Plasmabrücke durchsetzt, so z. B. bei den Bakterien und bei den Zyanophyzeen (Kohl 1903).

Auch bei den meisten Pilzhyphen verhält sich die Sache so (Arthur Meyer 1902: Aspergillus und Hypomyces).

Bei Peltigera canina fand Salter (Arthur Meyer 1902), daß „im allgemeinen die normalen Querwände der Hyphen, wenn sie groß sind, mehrere Plasmabrücken besitzen, während die Fusionswände nur eine Plasmabrücke ausbilden. Nur einmal wurde eine Fusionswand mit 2 Brücken beobachtet“ (siehe Fig. 172).

Kuhla (1900) hat unter meiner Leitung sehr eingehende Studien über die Anzahl der Plasmabrücken gemacht, welche die verschiedenen Zellarten von Viscum miteinander verbinden. Aus seiner Arbeit mögen hier noch einige Punkte hervorgehoben werden.

Zuerst die Tatsache, daß die Zahl der auf die Einheit der Schließhautfläche von Viscum kommenden Plasmabrücken annähernd konstant ist und ungefähr 130 auf 100 $q\mu$ Tüpfelschließhaut beträgt, hervorzuheben. Da Tüpfeln zwischen lebenden Zellen die Plasmabrücken nie fehlen, so kann man in vielen Fällen aus der Größe der Tüpfelfläche die Zahl der Plasmabrücken annähernd berechnen.

Die Zahl der von einer Wandart einer Zelle nach einer oder mehreren gleichartigen Nachbarzellen ausstrahlenden Plasmabrücken ist abhängig: 1. von der prozentualischen Größe der auf ihr auftretenden Gesamttüpfelfläche; 2. von der Größe der Wand, welche mit der oder den Nachbarzellen in direkter Verbindung steht.

Zu 1 ist zu bemerken, daß die prozentuale Größe der Tüpfelflächen für verschiedene Wandarten einer Zellart und für verschiedene Zellarten recht verschieden sein kann. Sie wechselt bei lebenden Zellen von Viscum ungefähr so, daß zwischen 2,1 $q\mu$ und 16 $q\mu$ Tüpfelfläche auf 100 $q\mu$ Wandfläche kommen können. In ähnlicher Weise wechselt bei getüpfelten Wänden die Zahl der Plasmabrücken zwischen 2,1 und 20,8 auf 100 $q\mu$. Nur in den rätselhaften Geleitzellen, welche Wandbrücken besitzen, steigt die Zahl auf 50.

Ferner ist darauf aufmerksam zu machen, daß das Zytoplasma eines einkernigen Zellindividuums einer Gewebeart im allgemeinen um so mehr Plasmabrücken abgibt, je größer es wird.

Es mögen noch ein paar Zellarten nach den Angaben von Kuhla charakterisiert werden.

	Größe der Wandfläche in □ μ	Gesamttüpfelfläche in □ μ	Auf 100 □ μ Tüpfelfläche	Zahl der Plasmabrücken der ganz. Wand	Auf 100 □ μ Wandfläche
A. Epidermiszelle der einjährigen Achse von Viscum:					
Querwand	1040	22	2,1	30	2,8
Radialwand	870	25	2,8	30	3,5
Tangentialwand	2200	44	2,0	27	2,1
B. Rindenzellen der einjährigen Achse:					
Querwand	5500	117	2,0	139	2,6
Radialwand	2900	52	1,3	62	1,5
Tangentialwand	1363	58	4,1	67	4,9
C. Markstrahlzelle:					
Querwand	604	70	11,0	50	13,5
Radialwand	600	63	10,6	80	13,0
Tangentialwand	8	46	5,1	44	7,1

Danach gibt eine Epidermiszelle (A), welche nur 5 Nachbarzellen besitzt, an diese zusammen ungefähr 150 Plasmabrücken ab, nach jeder Nachbarzelle ungefähr 30. Auf die Flächeneinheit der Membran berechnet ist dabei die Zahl für die Radialwand am größten.

Die einkernige Rindenzelle (B) bildet 500 Plasmabrücken aus. Wenn die Plasmabrücke eine Dicke von 0,5 μ besitzt, so repräsentieren die 500 einen Zytoplasmastrang von der Dicke 3,35 μ. Es ist das ein ganz ansehnlicher Strang reinen Zytoplasmas, wenn man bedenkt, daß ein Zellkern von Abies etwa 10 μ Durchmesser, ein solcher von Helleborus 15 μ Durchmesser besitzt und die dicksten Bazillusarten ungefähr 2 μ dick sind.

Der Protoplast einer Markstrahlzelle entsendet 350—400 Plasmabrücken. Nach Kuhla (S. 49) hat eine Markstrahlzelle von Viscum dabei durchschnittlich 4000 qμ Wandfläche. Eine Ersatzfaser mit 5750 qμ Wandfläche besitzt nach ihm 700 Plasmabrücken.

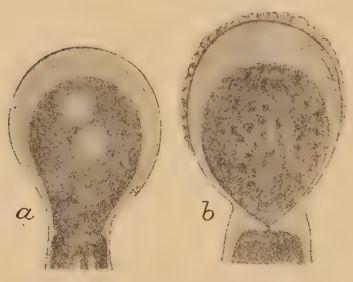


Fig. 173. Anlage einer Plasmabrücke in der ersten Querwand einer Keimhyphe der Konidie von Aspergillus repens. *a* Erste Anlage der Querwand. *b* Fertige Querwand von einer normalen Plasmabrücke durchsetzt. *a* nach Fig. 15, *b* nach Fig. 16 aus Arthur Meyer (1902). Vergr. 2000.

Die Entwicklung der Plasmabrücken.

Über die Entstehung der Plasmabrücken sind wir am besten für die Pilze unterrichtet. Ich untersuchte die Entstehung der Plasmabrücken in den Querwänden der Hyphen der Askomyzeten, da es mir darauf ankam, sicher zu entscheiden, ob die Plasmabrücken dort durch Einschnürung des Zytoplasmas bei Bildung der Zellwand, also gleichsam durch Aussparung der Perforation entständen, oder ob erst die Zellwand ringförmig angelegt, dann völlig geschlossen und zuletzt wieder durch die getrennten Protoplasten perforiert würde. Ich sagte darüber 1902 (S. 145) folgendes:

„Ich benutzte Keimlinge der Konidien von Aspergillus repens. Die erste Querwand wurde in dem Keimschlauche meist dicht hinter der Öffnung der Sporenmembran angelegt, die zweite nach der Spitze zu, die dritte meist ebenso, doch hier und da auch zwischen der ersten und zweiten Scheidewand. Nachdem ich mich an sehr vielen Keimlingen überzeugt hatte, daß die erste Scheidewand sich stets, bis auf eine Plasmabrücke, schloß, verfolgte ich an der ersten Querwand junger Keimlinge die Entstehung der Plasmaverbindung, und zwar stets unter Benutzung von Chlorzinkjod (1 Vol. Chlorzinkjod + 1 Vol. Jodjodkalium). Die reifen Sporen besitzen eine anscheinend homogene, relativ dünne Membran, die außen von körnigen Massen bedeckt ist. Während der Keimung verdickt sich die Membran der Spore lamellös und verjüngt sich in die Keimschlauchwand, wie es Fig. 14 darstellt. Die erste Andeutung der Querwand erscheint als zarter, im optischen Längsschnitt des Keimlings keilförmiger Ring (Fig. 15). Dieser Ring verbreitert und verdickt sich nun mehr und mehr, indem von beiden Seiten Membranlamellen aufgelagert werden, die an der scharfen Kante des Ringes selbstverständlich besonders dünn sein müssen. Dabei verdickt sich meist auch die Basis der Keimschlauchmembran noch mit. So wird das Zytoplasma mehr und mehr, zuletzt bis zur Dicke einer normalen Plasmaverbindung eingeschnürt. — Ich bemerke noch besonders, daß ich niemals eine der ersten Keimschlauchquerwände ohne Perforation fand, und daß es ausgeschlossen ist, daß die Membran zuerst völlig geschlossen und dann erst perforiert wird. So entsteht also in der Tat die immer verbleibende Plasmaverbindung nur durch Einschnürung des Zytoplasmas."

Bei den Pilzen kommt nun aber noch eine zweite Art von Plasmabrücken vor, die aus Zytoplasma entstehen, welches durch Verschmelzung des Zytoplasmas zweier verschiedener, vorher durch Membranen abgeschlossener Protoplasten gebildet wurde, die Fusionsbrücken. Zu ihrer Bildung nähern sich zwei Hyphenzweige, legen sich fest aufeinander und lösen die Membranen an der Berührungsstelle weit lochförmig. Nun stoßen die Zytoplasmen aufeinander und verschmelzen an der Berührungsstelle vollständig, zugleich die Membranen nun homogen verbindend. In Fig. 174 ist der Vorgang einer solchen Verschmelzung der Membranen der Hyphenzweige skizziert.

Nachdem diese homogene Verschmelzung vor sich gegangen ist, wird in derselben Weise, wie sie vorher beschrieben wurde, eine Plasmabrücke gebildet. Ich sagte über das Verhalten des Protoplasten bei der Entstehung der Fusionsbrücke (S. 163) folgendes:

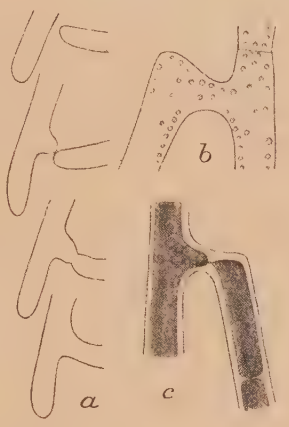


Fig. 174. *a* Fusionierende Hyphen von Hypomyces rosellus, sukzessive Entwicklungsstadien der Fusion. Nach Arthur Meyer 1902, Fig. 29. *b* Fusionierende Hyphe von Hypomyces mit Einschlüssen, nach Fig. 32. *c* Fertige Plasmabrücke mit Methylviolett gefärbt, nach Fig. 34.

„Das Verhalten des Protoplasten bei der Bildung der Fusionen ist nicht immer ganz gleich. Meist sieht man nur kurz vor dem Eintreten der Verschmelzung das Zytoplasma eine relativ dicke dichte Schicht an der Wand der Hyphenspitze bilden, seltener liegen auffallend stark lichtbrechende Massen auch in der Mitte der Zytoplasmamassen der Spitze. Ist die Durchbrechung der Membranen erfolgt, so macht der Protoplast an der Fusionsstelle einen ganz einheitlichen Eindruck; es können in ihm an allen Stellen Vakuolen und andere Einschlüsse auftreten und verschwinden (Fig. 32; unsere Fig. 174, b), und auch Plasmaströmungen scheinen Platz greifen zu können, wie aus einem Bilde von Woronin (1866, Taf. II, Fig. 9) hervorgeht. Behandelt man eben entstandene Fusionen mit genügend konzentrierter Kochsalzlösung, so kontrahiert sich der Protoplast an der Fusionsstelle, ohne daß die geringste Diskontinuität zu sehen ist, und bei Zusatz von Chlorzinkjod oder Wismutjodidjodkalium tritt nicht die geringste Inhomogenität in der Brücke hervor, die gegen die völlige Verschmelzung der Zytoplasmamassen der beiden Zellen sprechen könnte. Bei Hypomyces wird nun, nach vollständiger Verschmelzung, eine perforierte Querwand bald, genau an der Fusionsstelle eingeschaltet (Fig. 34; unsere Fig. 174, c). Untersucht man Präparate, welche reichliche Fusionen zeigen, mittels Chlorzinkjod, so findet man nur in den jüngsten Zweigen und Fusionen noch breiten Zusammenhang, sonst tritt überall eine perforierte Querwand hervor. Die Bildung dieser Querwand erfolgt anscheinend ebenso wie die jeder normalen Querwand, doch habe ich genau und speziell die Frage nicht untersucht."

Während die Entwicklung der Plasmabrücken in den ringförmig wachsenden Zellwänden leicht zu erforschen ist, ist sie in simultan sich ausbildenden wohl kaum eindeutig festzustellen. Es wäre möglich, daß die simultan entstehende Wand ihrer ersten Anlage nach massiv wäre, dann aber schnell durchbrochen würde von Plasmabrücken, die ein Protoplast oder die beide Nachbarprotoplasten gleichzeitig durch sie hindurchbohrten; es könnte aber auch sein, daß diese Durchbohrung erst nach Anlage von Folge-

lamellen erfolgte. Zuletzt könnte auch von vornherein die Perforation für jede Plasmabrücke bei der Anlage der Wand ausgespart werden.

Bei fertigen Wänden käme dann noch die Frage in Betracht, ob in ihnen dann, wenn in ihnen schon Plasmabrücken primär angelegt sind, noch nachträglich, vorzüglich nach nachträglicher Vergrößerung der Wandfläche Plasmabrücken angelegt werden können. Diese Anlage könnte dann bei der Tüpfelbrücke auch durch Schaffung eines Loches von der Größe der Tüpfel und Einziehen einer perforierten Schließhaut oder einer erst nachträglich durch Plasmabrücken zu durchbohrenden Schließhaut geschehen, oder es könnten neue Wandbrücken angelegt werden.

Ich habe bei Volvox aureus versucht, die erste Anlage der Plasmabrücken zu beobachten, und zu entscheiden, nach welchem Modus sie angelegt werden. Ich sagte 1896c, S. 198:

„Solange die Zellteilung in der aus einer Spore hervorgehenden Tochterkugel noch andauert, sind die Zellen durch helle Grenzlinien getrennt, welche höchstwahrscheinlich rein protoplasmatischer Natur sind. Daß man in diesem Zustande keine Plasmaverbindungen erkennen kann, ist selbstverständlich; leider kann man aber auch in solchen Kugeln, die eben die Zilien gebildet haben, noch nichts von diesen Gebilden sehen. Die Zellen sind in diesem Zustande von oben gesehen sechseckig (Fig. L), dabei längs gestreckt und dicht aneinander liegend (Fig. M). Es ist so unmöglich, die relativ weit unten am Protoplasten entstehenden Plasmaverbindungen zu sehen, ehe die Zellen sich etwas mehr abrunden oder auseinanderrücken. Sowie jedoch letzteres geschieht, kaum so stark, wie es in Fig. N dargestellt ist, lassen sich die Plasmaverbindungen an mit Osmiumsäure gehärteten, mit Jodjodkalium II und Schwefelsäure (1 + 2 Wasser) gefärbten Kugeln erkennen. Sie sind schon anfangs ziemlich kräftig (Fig. N und O), wachsen aber später immer stark in die Länge, wohl auch etwas in die Dicke.

Im allgemeinen entstehen die Plasmaverbindungen der Kugeln sofort beim Auseinanderrücken der Zellen, so daß vegetative und generative Zellen im allgemeinen schon von vornherein ihrer Natur nach bestimmt erscheinen (Fig. O).

Dennoch ist es fraglich, ob a l l e Plasmaverbindungen von vornherein gebildet werden. Einige Beobachtungen machen es mir wahrscheinlich, daß die Anlage von Plasmaverbindungen auch später noch möglich ist. Wie wir sehen werden, sind die Sporen und Eizellen im entwickelten Zustande meist durch 3 bis 7 Plasmaverbindungen mit jeder ihrer Nachbarzellen verbunden, eine einzelne kommt dazwischen sehr selten vor. Dennoch fand ich in noch jungen Kolonien hier und da junge Eier und Sporen, die nur durch je eine Verbindung mit jeder Nachbarzelle zusammenhingen. Solche ganz junge Eizellen kamen neben völlig reifen Eizellen in einer Kugel vor, so daß es den Anschein hatte, als würden manchmal aus vegetativen Zellen Eier nachträglich gebildet. An diesen Eiern konnte man manchmal gespaltene Verbindungen (Fig. P; unsere Fig. 168) oder auch ganz dicke Plasmaverbindungen (Fig. Q der Originalarbeit) erkennen. Im letzteren Falle sah es aus, als habe sich zwischen Eizelle und Nachbarzelle eine neue Plasmabrücke zum Zwecke des Ausziehens einer neuen Plasmaverbindung gebildet. Dafür, daß sich Plasmaverbindungen in der Gallerte verschieben können, scheinen mir Fälle, wie der in Fig. R aus einer intakten Kugel abgebildete, seltene Fall der Lage von Plasmaverbindungen zu sprechen. In keinem Falle habe ich Entstehung einer neuen Plasmaverbindung an ausgewachsenen, überhaupt an Zellen mit Membran d i r e k t beobachten können, so daß es zweifelhaft bleibt, ob dieser Entwicklungsmodus der Plasmaverbindungen bei Volvox aureus vorkommt.“ — — — Sehr bemerkenswert scheint es mir zu sein, daß ich bei Volvox aureus sehen konnte, daß um die Plasmabrücken einer anfangs nackten Zelle eine Membran angelegt wurde, in welcher die Perforationen für die Plasmabrücken ausgespart wurden. Ich sagte (S. 199): „Die Plasmaverbindungen treffen, wie es in Fig. S dargestellt ist, von oben auf di anfangs nackte Spore auf. Ehe die Teilung der Spore beginnt, umgibt sich die Spore mit einer Membran, in welcher Löcher für die Plasmaverbindungen ausgespart werden.“

Bei den Gymnospermen und Angiospermen ist der Prozeß der Entstehung der Plasmabrücken auch nicht gesehen worden. Aber schon vielfach wurden in ganz jungen Zellwänden die Plasmabrücken nachgewiesen. So hat z. B. Gardiner schon in sehr jungen Zellwänden des Endosperms Plasmabrücken gefunden (1883, S. 843; 1898, S. 437). Kuhla fand (1900, S. 55) die Zellen des Urmeristems in der Umgebung der Embryosäcke von Viscum durch sehr zahlreiche Plasmabrücken verbunden. Ebenso sah er in den Kambiumzellen von Viscum zahlreiche Tüpfelbrücken (S. 37). Strasburger (1901, S. 500) konnte in den Zellen der Senker von Viscum die Plasmabrücken von dem Augenblick an nachweisen, „wo die sekundäre Verdickung der Wandung begann, diese also jene Dicke erreichte, welche die Unterscheidung der Plasmaverbindungen in ihnen zuließ". Er sah auch in den Kambiumzellen von Pirus Malus (S. 562) Plasmabrücken.

Danach verhält es sich hier anscheinend wie bei Volvox. Man sieht die Plasmabrücken sofort nach Anlage der Primärwände, und es ist deshalb nicht unwahrscheinlich, daß die primäre Anlage der Plasmabrücken bei den Angiospermen durch Aussparen der Perforationen in der Primärwand entsteht. Es wäre ja an sich merkwürdig, wenn die beiden Protoplasten zeitweilig die zytoplasmatische Verbindung zwischen sich aufgeben würden.

Schon Tangl (1879—1881 S. 182) wurde auf die äußerliche Ähnlichkeit zwischen der Anordnung der Tüpfelbrücken und der der Verbindungsfäden zwischen den Tochterkernen sich teilender Zellen aufmerksam. Russow (1883, S. 14) meinte, daß vielleicht die Plasmabrücken aus den Fäden der achromatischen Kernspindel entstehen könnten. Kienitz-Gerloff (1891, S. 42), welcher die Spindelfasern während der Bildung der Membran schwinden sah, schloß daraus, daß die Plasmabrücken nicht die Überreste der Spindelfasern sein könnten. Dagegen erklärte es Gardiner in seiner vorläufigen Mitteilung (1900, S. 186) für sicher, daß die Plasmabrücken aus den Knoten der Fasern der achromatischen Spindel hervorgehen. Er sagt: „The ‚connecting threads are found to arise from the median nodes of the fibres of the achromatic spindle. The nodes are either *(a)* all continued as connecting threads, e. g., the endosperm cells of Tamus communis; *b)* in part continued and in part overlaid by superposed lamellae of cellulose membrane, e. g., the endosperm cells of Lilium Martagon; or *(c)* all overlaid, e. g., the pollen Mother-cells and pollen grain of Helleborus foetidus."

Strasburger (Jahrb. f. wissensch. Botanik 1897, S. 359) sah bei der Scheidewandbildung in den Oogonien von Fucus die kurzen Stäbchen, „aus welchen die Zellplatten bestehen, sich der Quere nach teilen, um die Hautschicht für die angrenzenden Zellen zu liefern". Dabei wurden zwischen ihnen ganz feine Fädchen ausgesponnen, die alsbald verschwanden. Er sah also diese Fädchen nicht bestehen bleiben, so daß er auch nicht annehmen konnte, daß sie zu Plasmabrücken würden.

Strasburger hat die Frage auch bei Viscum untersucht; er sagt (S. 499): „Mit Chromosmiumessigsäure, die so vorzügliche Dienste bei Kernteilungsstudien leistet, war, wie schon erwähnt,

für den Nachweis der Plasmaverbindungen wenig anzufangen. Nichtsdestoweniger wurden in Verfolg meiner Untersuchungen wachsende Sproßgipfel von Viscum mit diesem Gemisch fixiert, dann in gewohnter Weise eingebettet, geschnitten und mit Safranin-Gentianaviolett-Orange gefärbt, um mich über etwaige Beziehungen zwischen Kern- und Zellteilungsfiguren und den Plasmaverbindungen aufzuklären. Alle diese Präparate lehrten übereinstimmend, daß eine solche Beziehung nicht besteht."

Danach scheint ein Zusammenhang zwischen den Verbindungsfäden und den Plasmabrücken nicht zu bestehen; aber es bleibt nach wie vor wahrscheinlich, daß bei der Zellteilung sofort Plasmabrücken primär erhalten bleiben.

Bei manchen Zellarten wird dabei nach der primären Anlage der Plasmabrücken kaum eine nennenswerte nachträgliche Bildung von Plasmabrücken stattfinden. Das geht z. B. für die Ersatzfasern von Viscum aus der Vergleichung der Zahl der Plasmabrücken der Tangentialwand der Kambiumzellen und der der Ersatzfasern, welche daraus entstehen, hervor (Kuhla 1900, S. 38).

Ganz sicher scheint es aber zu sein, daß Plasmabrücken vielfach nachträglich in einer fertigen Membran angelegt werden. Freilich ist die Entstehung solcher Brücken nie direkt beobachtet worden, aber es beweisen doch einige Tatsachen bestimmt das Vorkommen solcher sekundärer Plasmabrücken.

Zuerst hat wohl Russow (1883, S. 17) in dem nachher abzudruckenden Passus die Notwendigkeit der Annahme einer nachträglichen Entstehung von Plasmabrücken dargelegt. Kuhla (1900, S. 31) konnte keine nachträgliche Entstehung der Plasmabrücken beobachten; Jost (1901, S. 10) hat auf die Wahrscheinlichkeit der „nachträglichen Ausbildung eventueller Plasmaverbindungen" wegen des von ihm beobachteten gleitenden Wachstums[1]) hingewiesen. Strasburger (1901) führt aber dann weitere anatomische Tatsachen an, die sie beweisen. Er sagt S. 499:

„In dem Schema, welches Kuhla für die einjährige Achse von Viscum entwarf, fallen durchschnittlich 2,1 Plasmaverbindungen auf 100 qμ. Wände, welche die Epidermis von der nächst inneren Rindenschicht trennen, während innerhalb der Epidermis selbst etwa 2,8 Plasmaverbindungen auf 100 qμ der antiklinen und 3,8 auf 100 qμ der radialen Wände zu zählen sind. Somit ist die Häufigkeit der Plasmaverbindungen innerhalb der periklinen, antiklinen und radialen Wände nur wenig verschieden, ungeachtet es doch die antiklinen Wände sind, die durch fortgesetzte Zellteilung eingeschaltet werden, eine Dehnung weiterhin in nur begrenztem Maße erfahren, während das Flächenwachstum der radialen Wände bei der Seltenheit ihrer Einschaltung ein ganz bedeutendes sein muß, der Ursprung der periklinen Wände an der Innenseite der Epidermis aber gar bis auf die ersten Teilungsvorgänge in der Keimanlage zurückgeführt werden muß. Das Flächenwachstum dieser periklinen Wände ist demgemäß an älteren Pflanzen so enorm gewesen, daß Schnitte dort nur noch ganz vereinzelte Plasmaverbindungen treffen könnten, wenn deren Ursprung in Zellteilungen läge. Nun sind aber, wie oben schon betont wurde, die Plasmaverbindungen zwischen Epidermis und der nächstinneren Rindenschicht nicht nur verhältnismäßig häufig, sondern dort auch in den Schließhäuten der Tüpfel einander in Mehrzahl genähert wie in den Tüpfeln anderer Wände (vgl. die Fig. 1 auf Taf. III bei Kuhla)."

[1]) Bezüglich des gleitenden Wachstums sehe man die Arbeiten von Krabbe (1886), Jost (1901), Neef (1914, S. 19 u. 77), Klinken (Bibl. botan. 1914) ein.

Eine ähnliche, wenn auch wegen Fehlen von Zählungen nicht ganz so sichere Beweiskraft haben wohl auch die Angaben Strasburger's über die an der Meristemschicht der Senker von Viscum (S. 501) und die Markstrahlen der Dikotylen (S. 502) gemachten Beobachtungen. Seine Auseinandersetzungen über die Plasmabrücken der Milchröhren (S. 506) sind aber wohl gleich beweisend wie diejenigen, welche er auf Kuhla's Zählungen stützt. Kienitz-Gerloff (1902, S. 96) macht eine wenig aussagende Angabe über Metzgeria, welche ebenfalls hierher gehört.

Wenn es danach unzweifelhaft erscheint, daß primär angelegte Plasmabrücken nicht die einzigen sein können, welche in den Geweben der höheren Pflanzen vorkommen, so fragt es sich weiter, in welcher Weise sie sich bilden. Darüber wissen wir, wie von vorneherein bemerkt werden muß, nichts.

Zuerst hat sich wohl Russow (1883, S. 17) über die Entstehungsweise der Plasmabrücken eine Vorstellung gemacht:

„Die Mehrzahl der Tüpfel findet sich an den radialen Wänden der Rindenelemente, wenigstens bei den Bastparenchymzellen und Siebröhren, bei den Koniferensiebröhren bekanntlich nur an den radialen Wänden. Die Kambiumzellen teilen sich vorherrschend durch tangentiale Wände, somit werden die in einer einfachen Reihe angeordneten Primordialtüpfel der radialen Wände bei jedesmaliger Teilung halbiert. Vor jeder Teilung vergrößert sich die radiale Wand um das Doppelte durch Dehnung in radialer Richtung, mithin nehmen auch die Tüpfel um das Doppelte an Durchmesser zu und folglich auch in gleichem Maße die feinen Perforationen der Schließhaut des Primordialtüpfels. Damit die Zahl der Perforationen gleich bleibe, muß eine Verdoppelung derselben nach jedesmaliger Teilung statthaben, was dadurch erfolgt, müssen wir uns denken, daß die die Löcher durchsetzenden Plasmafäden der Länge nach sich spalten und daß in den Spalt zwischen den Fäden Zellulosesubstanz ausgeschieden wird. Durch die weitere Dehnung der radialen Wände bei dem Übergang der Jungelemente in Dauerelemente, werden die Tüpfel wie die Poren gleichfalls vergrößert und letztere wiederholt geteilt, woher die Schließhäute der ausgebildeten Tüpfel zahlreichere Poren aufweisen als die Primordialtüpfel der Kambiumzellen."

Strasburger glaubt nicht an eine solche Vermehrung der Plasmabrücken durch Teilung. Er untersucht die Entstehung der Plasmabrücken in der Meristemschicht der Senker von Viscum und sagt darüber (1901, S. 501):

„Die Plasmaverbindungen ließen sich, mit verhältnismäßig großer Deutlichkeit, schon in ganz jungen Scheidewänden nachweisen. Sie wurden mit dem Augenblick sichtbar, wo die sekundäre Verdickung der Wandung begann, diese also jene Dicke erreichte, welche die Unterscheidung der Plasmaverbindungen in ihr zuließ. Zu gleicher Zeit wie in den neu eingeschalteten Querwänden des Senkers traten die Plasmaverbindungen, wenn auch spärlicher, in dessen durch Flächenwachstum sich verlängernden Radialwänden auf. Dort konnten sie ihren Ursprung nicht der Zellteilung verdanken, da diese nur selten Scheidewände in solcher Richtung einschaltet. Man müßte denn die fortdauernde Vermehrung der ursprünglichen Plasmafäden durch Spaltung in diesen Wänden annehmen, wofür jeder Anknüpfungspunkt fehlt. Einer solchen unwahrscheinlichen Annahme würde übrigens in den Senkern von Viscum auch die direkte Beobachtung widersprechen, da man in den radialen Zellwänden, ebenso wie in den tangentialen, die Plasmaverbindungen gleich als Gruppen einander genäherter Fäden auftreten sieht. Zu welchen ungeheuerlichen Vorstellungen die Annahme einer fortdauernden Vermehrung der Plasmafäden durch Spaltung in wachsenden Zellwänden führen würde, lehren übrigens, mehr noch als die Senker von Viscum, die phanerogamen Vegetationspunkte, deren Dermatogen und Periblem schon in der Keimanlage getrennt wurde."

Einen Beweis für die Unmöglichkeit der Anschauung, daß die Plasmabrücken unter Vergrößerung und Teilung der Tüpfel durch

Spaltung vermehrt würden, ist durch diese Auseinandersetzung nicht geführt.

Strasburger selbst hat eine andere Anschauung über die nachträgliche Entstehung, die nach ihm mit der primären übereinstimmen soll, eine Anschauung, welche er noch 1907 vertritt, indem er sagt (S. 105): „Die Plasmaverbindungen entstehen vielmehr unabhängig von der Zellteilung. Wie ich nachzuweisen versuchte (1901, S. 502), werden sie nachträglich in die Membran zwar schon in deren jüngsten Entwicklungsstadien eingeschaltet, indem sie, von den benachbarten Protoplasten entspringend, innerhalb der Wandung aufeinander treffen, wo sie jedoch nicht verschmelzen, sondern nur in innigen Kontakt geraten."

In der Tat hat Strasburger, weder an der von ihm zitierten Stelle noch an irgendeiner anderen Stelle, den geringsten Beweis für diese Entstehungsweise der Plasmabrücken erbracht.

Es bleibt also bei dem, was ich in meiner Kritik der Strasburger'schen Arbeit von 1901 (1902b, S. 103) schon aussprach: „Wir wissen also auch danach über die Morphologie der ersten Entstehung der Plasmaverbindungen noch nichts."

Wenn es sicher ist, daß auch noch nach der Zellteilung die Bildung von Plasmabrücken eintreten kann, so ist es auch wahrscheinlich, daß zwei Zellen eines Individuums, ja vielleicht auch zweier Individuen einer Spezies, welche ursprünglich voneinander isoliert waren, dann sich dicht aneinander legten und ihre Membranen fest miteinander verbanden, ebenfalls Plasmabrücken zwischen sich ausbilden können. Freilich hat man auch davon noch nichts gesehen. Kienitz-Gerloff (1891, S. 45) wies darauf hin, daß die Thyllen korrespondierende Tüpfel zeigen können, konnte jedoch in deren Schließhäuten ebensowenig wie später (1901, S. 510) Strasburger keine Plasmabrücken nachweisen. Er konnte jedoch in den Schließhäuten toter Thyllentüpfel wie Bengs-Jonsson (Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1892, S. 513) „eine siebartige Punktierung erkennen, die auf das Bestehen früherer Plasmodesmen hinwies".

Thoday (1911, S. 665) fand, daß die nachträglich fest miteinander verbundenen Längswände der Haustorialzellen von Cuscuta nachträglich keine Perforationen erhalten, durch welche Plasmabrücken von einem Protoplasten zum anderen ziehen, während in den in den Haustorialschläuchen angelegten Längswänden Plasmabrücken auftreten. Für die Anlage von sekundären Plasmabrücken zwischen den ursprünglich getrennten Zellen zweier Komponenten homoplastischer Transplantationen spricht es aber, daß Vöchting (1892, S. 112) bei Runkelrüben fand, daß ein mit noch nicht differenzierten Knospen besetztes Reis der Runkelrübe sich zu einem vegetativen Sproßsystem umgestaltete, wenn man es mit einer jungen, noch wachsenden Wurzel verband, dagegen einen Blütenstand erzeugte, wenn es im Frühjahr einer alten Rübe aufgesetzt wurde.

Wenig wahrscheinlich ist es von vornherein, daß die Protoplasten miteinander in innige Berührung kommender Zellen zweier verschiedener Spezies durch Plasmabrücken in Verbindung treten können. Im allgemeinen tritt ja die Verschmelzung der Zytoplasmamassen verschiedener Spezies nicht ein.

De Bary (1866, S. 306) und Cienkowski, ebenso Lister (A Monograph of the Mycetozoa 1894, S. 7) fanden, daß die Selblinge verschiedener Spezies der Schleimpilze nicht miteinander verschmolzen. Ebenso konnte Noll (Sitzber. d. niederrhein. Ges. für Natur- und Heilkunde in Bonn 1897) Selblinge verschiedener Siphoneenspezies nicht zum Verschmelzen bringen, während sich Selblinge derselben Spezies miteinander verbanden.

Die Angaben über die zytoplasmatische Verschmelzung parasitischer Florideen mit den Zellen ihrer Wirte, die man bei Strasburger (1901, S. 106) angeführt findet, sind, wie Strasburger schon andeutet, wohl unrichtig.

Strasburger meinte (1901, S. 584), eine Verbindung der Komponenten heteroplastischer Pfropfungen durch Plasmabrücken konstatiert zu haben. Er sagt:

„Zu meinem eigentlichen Ziele gelangte ich aber erst bei Untersuchung von frischem Koniferenmaterial: Abies nobilis Lindl. auf Abies pectinata D.C. und Picea pungens Engelm. auf Picea excelsa Lk., das an entsprechend geführten Schnitten, die mit Osmiumsäure oder Jodlösungen fixiert, in Schwefelsäure zur Quellung gebracht und mit Pyoktanin gefärbt wurden, zur Untersuchung kam. — Da die Rindenzellen sowohl von Abies nobilis (Fig. 9, Taf. XIV) als auch von Abies pectinata, verhältnismäßig leicht nachweisbare, in Gruppen vereinigte Plasmodesmen führen, so wandte ich mich vor allem der Untersuchung der Verwachsungsstellen in der Rinde zu. Die äußerlich in dem schwach vergrößerten Bilde des Querschnittes sich markierende Verwachsungsstelle bildete den Ausgangspunkt bei der Untersuchung. Meine Fig. 10, Taf. XIV stammt nun von einer Stelle her, die in geringer Entfernung von dem oberflächlich vorspringenden Rindenlappen links im Bilde sich befand. Sie habe ich zur Darstellung gewählt, weil sie mir alle Zweifel an einer richtigen Deutung des Gesehenen auszuschließen schien. Eine Reihe größerer Interzellularen bezeichnete hier nämlich auf eine Strecke hin die Grenze der beiden Bionten und sicherte so die Orientierung. Die Fig. 10, Taf. XIV zeigt eine dieser, mit + bezeichneten Interzellularen zur Linken. Von den in der Figur dargestellten Wandstücken mußten die oberen Abies pectinata, somit der Unterlage, das untere mit einem * markierte, Abies nobilis, somit dem Reis angehören. Sowohl zwischen den beiden zu Abies pectinata gehörenden Zellen, wie zwischen der einen Zelle von Abies pectinata und jener von Abies nobilis, zeigte sich die Wandung von schönen Plasmaverbindungen durchsetzt. — Sehr eingehend wurde dann auch an einer größeren Anzahl von Schnitten die Verwachsungsstelle innerhalb des intermediären Gewebes, auf das ich zuvor schon hingewiesen habe, untersucht. Auch da glaube ich mit aller Bestimmtheit behaupten zu können, daß die beiden Zellen, die ich in der Fig. 11, Taf. XIV mit Pfeilen bezeichnete, verschiedenen Ursprungs waren, und zwar die obere Zelle dem Cambium von Abies pectinata, die untere jenem von Abies nobilis entstammte. Ich habe die diesen beiden Zellen gemeinsame Wand in Fig. 12, Taf. XIV bei stärkerer Vergrößerung dargestellt. Die Plasmaverbindungen innerhalb der Schließhäute der einander entsprechenden Tüpfel waren meist mit Sicherheit zu erkennen. Zweifel, die in diesem Falle übrig bleiben konnten, ob wirklich die in Betracht kommenden Zellen verschiedenen Ursprungs seien, wurden durch den Umstand abgeschwächt, daß überhaupt Zellen ohne korrespondierende Tüpfel in dem ganzen intermediären Gewebe fehlten, dieses Gewebe aber schlechterdings aus den vereinigten Produkten von zwei verschiedenen Kambien hervorgegangen sein mußte."

Wie ich schon 1902 b durch Hervorhebung der hier von mir gesperrt gedruckten Sätze Strasburger's andeutete, ist die Überzeugung Strasburger's, daß er die Zellen der beiden Komponenten der Pfropfung an der Pfropfstelle sicher habe unterscheiden können, nicht besonders groß. Ich selbst habe, wie ich schon 1914 mitteilte, keine Entscheidung darüber treffen können,

ob solche Plasmabrücken vorkommen, da ich ebensowenig wie Herse (1908, S. 95) die Zellen der beiden Komponenten an der Pfropfstelle sicher voneinander unterscheiden konnte.

Als Argument für die Richtigkeit seiner Untersuchung betrachtet Strasburger auch die Beobachtungen an Koniferen, zu deren Pfropfung Seitenzweige benutzt worden waren, die sich zu regelmäßigen Gipfeltrieben entwickeln sollten. Eine solche Entwicklung tritt mehr oder weniger schnell ein. Strasburger führt nun die Entwicklungsänderung auf eine korrelative Beeinflussung des Seitenzweiges durch die Unterlage zurück. Ich sagte schon 1902b (S. 106): „Ich glaube nicht, daß man zu dieser Annahme gezwungen ist, denn ein Seitensproß wird durch Isolierung an sich umgestimmt und würde, als Steckling benutzt, seine Morphologie in gleicher Weise umändern wie als Pfropfreis."

Wie ich schon 1914 andeutete, spricht gegen die zytoplasmatische Verbindung von Pfropfreis und Unterlage die Erfahrung, daß sich an der Basis von Pfropfreisen häufig recht zahlreiche Wurzeln entwickeln können, was unterbleiben würde, wenn die beiden Komponenten zu einem Selbling verschmolzen wären. Schon Vöchting beobachtete diese Wurzelbildung bei der Pfropfung Rhipsalis paradoxa / Opuntia Labouretia' ich bei der Pfropfung Solanum Lycopersicum / Solanum tuberosum. Auch sonst ist keine Beeinflussung der beiden Komponenten durcheinander bekannt geworden, welche auf eine zytoplasmatische Verbindung derselben hindeutete. Danach scheint es mir erlaubt, die Richtigkeit der Stasburger'schen Angaben als durchaus zweifelhaft zu bezeichnen.

Damit ist es nicht gesagt, daß eine Verbindung der Protoplasten von Zellen zweier Spezies durch Plasmabrücken unmöglich wäre. Wir wissen ja, daß Bastardbildung zwischen zwei verschiedenen Spezies häufig ist. Dort findet ja durchaus auch eine Verschmelzung von Zytoplasmamassen zweier Spezies statt.

Wir können geradezu erwarten, daß im allgemeinen bei allen denjenigen Spezies der Pflanzen, welche zur Bastardierung miteinander befähigt sind, auch die Verbindung der Protoplasten durch Plasmabrücken gelingen kann.

Eine solche Verbindung tritt in der Tat ein, wenn Pfropfbastardsprosse aus den Geweben der Komponenten heteroplastischer Transplantationen entstehen. Es gelang Buder (1911, S. 215), Plasmabrücken zwischen der aus Zellen von Cytisus purpureus bestehenden Epidermis und den darunter liegenden von Laburnum vulgare abstammenden Parenchymzellen bei der Periklinalchimäre Cytisus purpureus / Laburnum vulgare nachzuweisen. Auch bei der Periklinalchimäre Solanum tubingense: Solanum Lycopersicum / Solanum nigrum konnte Stapp (Arth. Meyer 1914[1]) den analogen Nachweis erbringen.

Es kann danach nicht zweifelhaft sein, daß zwischen den sich aneinanderlegenden und fest mit ihren Membranen verschmelzenden

[1]) Dort siehe auch die Arbeit von Hume (1913).

Zellen der beiden Komponenten der heteroplastischen Pfropfungen in diesem Fall Plasmabrücken entstanden sind und fortgesetzt weiter sekundär entstehen, wenn nach der festen Verbindung und Verschmelzung der Zellen nun die Epidermis fortgesetzt heranwächst.

Absterben und Einziehen der Plasmabrücken.

Über das Absterben und das Einziehen der Plasmabrücken ist wenig Sicheres bekannt geworden. Die Plasmabrücken können unter Umständen durch Plasmolyse aus den Perforationen herausgezogen werden. Ich habe (1902, S. 149) für Pilzhyphen beschrieben, daß die eine Plasmabrücke ihrer Querwand bei Anwendung relativ schwacher Kochsalzlösung in der Perforation stecken bleibt und das Zytoplasma sich von der Plasmabrücke aus zu einem zarten Faden auszieht, welcher die Brücke mit dem sich kontrahierenden übrigen Protoplasten in Verbindung hält. „Benutzt man 20proz. Kochsalzlösung, so reißen die Plasmafäden manchmal durch. Wenn nur ein Faden abreißt, so bleibt die Perforation meist mit Plasma gefüllt, reißen beide ab, so wird der Pfropf meist mit herausgezogen, und selten bleibt ein Knopf in der Perforation, oder noch seltener so wenig Plasma, daß es die Perforation gerade ausfüllt."

Strasburger (1901, S. 567) plasmolysierte die Zellen von Mnium affine mit 12proz. Salpeterlösung und fand, daß Zytoplasmafäden ausgezogen wurden, welche zum Teil an beliebigen Stellen der Wandung, zum Teil an den Schließhäuten der Tüpfel ansetzten. „Es kann, und das ist der gewöhnliche Fall, eine größere Anzahl von Plasmafäden einer Schließhaut anhaften, jeder für sich ein einzelnes Plasmodesma fortsetzen."

„Die Untersuchung des Materials lehrte, daß bei anhaltender Plasmolyse die Plasmodesmen aus den Membranporen fast stets hervorgezogen werden. Nur stellenweise reißt der Plasmafaden ab und bleibt die Plasmaverbindung in der Schließhaut stecken, ebenso wie auch die an der übrigen Wandung haftenden Plasmafäden durchreißen können und ihren äußeren Teil dort als Plasmaknöpfchen zurücklassen." Auch bei Viscum sah er die Plasmabrücken bei der Plasmolyse aus den Zellwänden verschwinden (S. 569). Ein ähnliches Einziehen der Plasmabrücken soll nach Strasburger (S. 562) auch unter anderen Verhältnissen stattfinden. Strasburger sagt (1901, S. 562): „Hingegen werden die Plasmodesmen tatsächlich aus den Zellwänden zurückgezogen bei Verletzungen, falls diese nicht den unmittelbaren Tod der Protoplasten zur Folge haben. Ich konnte das an allen meinen Präparaten, welche dem Studium der Plasmodesmen gedient hatten, nachträglich feststellen. Die Wände der bei der Präparation geschädigten Zellen wiesen keine Plasmodesmen auf."

Hill (1901a, S. 438) der das Verschwinden der Plasmabrücken aus sich spaltenden Zellwänden der Palisadenzellenschicht der Keimblätter der Koniferen beschreibt, sagt vorsichtigerweise nichts über die Art, in welcher das Verschwinden erfolgt.

Wenn die Plasmabrücken aus den Perforationen verschwunden sind, so sollen sie nach Strasburger nicht wieder neu gebildet werden. Er (1901, S. 571) plasmolysierte ganze Pflänzchen von

Mnium mit 10 bis 15proz. Salpeterlösung bis zur völligen Ablösung der Protoplasten, wusch sie dann wieder aus und pflanzte sie wieder ein. Nach 14 Tagen untersuchte er die normal aussehenden, erst nach 3 Wochen zu kränkeln beginnenden Pflänzchen und fand Plasmabrücken nur an „vereinzelten Stellen".

Beim Austrocknen von Pflanzenteilen, welches eine Tötung der Protoplasten bewirkt, werden nach Strasburger (S. 558) die Plasmabrücken nicht eingezogen. In absterbenden Blättern sollen nach Strasburger die Plasmabrücken desorganisiert, aber nicht aus den Perforationen herausgezogen werden. Er sagt S. 555:

„Daß die Plasmodesmen in herbstlichen Blättern weder eingezogen werden, noch sonstwie verschwinden, lehrte mich gleich das erste Objekt, welches ich untersuchte. Es waren Blätter von Fraxinus Ornus, die ich Mitte November am Boden sammelte, und die zum Teil noch schmutzig grün gefärbt waren, zum Teil sich auch schon stark gebräunt hatten. Die annähernd grünen oder nur schwach gebräunten Teilblättchen hafteten noch an dem gemeinsamen Blattstiel; dunkler gefärbte hatten sich von ihm losgelöst. Die durch schmutzig grüne und schwach gebräunte Blattstiele geführten Schnitte zeigten nach entsprechender Behandlung die Plasmodesmen in den meisten ihrer Gewebe noch gut erhalten (Fig. 47a und 47b, Taf. XV). An vielen Orten waren sie fast unverändert, an anderen in unregelmäßige Körnchen zerfallen; stellenweise fehlten sie ganz und die von ihnen zuvor durchsetzten Stellen der Wand zeichneten sich als leere zarte Kanäle. Einzelne Körnchen in solchen Kanälen erleichterten unter Umständen ihr Auffinden. Alle Übergänge zwischen solchen auf einzelne Körnchen reduzierten und den fast noch intakten Plasmodesmen zeugten dafür, daß ihre Desorganisation, wo sie nicht mehr unversehrt waren, sich an Ort und Stelle vollzogen hatte. Nichts bewies hingegen, daß sie irgendwo eingezogen oder durch anderweitige Plasmamassen ersetzt worden wären."

Auch im Endosperm von Phoenix werden nach Strasburger die Plasmabrücken desorganisiert in der Zeit, wo auch der Inhalt der Zelle sich bis auf geringe Rückstände erschöpft (S. 555).

S. 556: „Während die am Boden liegenden grünlich gefärbten Blatteile von Fraxinus Ornus ihre Plasmaverbindungen noch zeigen, sind solche in sehr stark gebräunten Blatteilen derselben Pflanze nur vereinzelt oder überhaupt nicht mehr nachzuweisen. Hier und dort erkennt man dann nur noch die leeren Kanäle, die zuvor von den Plasmodesmen ausgefüllt waren. Stellenweise lagerten vor den Mündungen solcher Kanäle einzelne Körnergruppen, so daß es aussah, als sei der Inhalt der Kanäle aus ihnen hervorgepreßt worden (Fig. 48, Taf. XV). Auch die Reste der Zellkörper hatten mit der Zeit ganz auffallend abgenommen, sie waren somit gleich den Plasmodesmen wohl zum Teil gelöst und ausgelaugt worden. An diesem Vorgang mögen Humussäuren vielleicht beteiligt sein. Anfangs Dezember zeigten die stark gebräunten Blätter auch sonstiger Pflanzen, die ich untersuchte, meist keine Plasmodesmen mehr. Auch auf früheren Zuständen untersucht, bestätigten sie die an Fraxinus gewonnenen Ergebnisse. — Nicht anders als abgeworfene dikotyle Blätter verhielten sich auch abgeworfene Nadeln der Edeltanne."

Wenn wir alle morphologischen und mikrochemischen Eigenschaften der Plasmabrücken, welche wir bisher kennen gelernt haben, berücksichtigen und sie mit den Eigenschaften des normalen Zytoplasmas vergleichen, so kommen wir zu dem Schluß, daß die Plasmabrücken nichts weiter sind als zarte Zytoplasmastränge, welche durch die Perforationen der Membranen hindurchziehen und diese dicht erfüllen.

Zuerst spricht für diese Anschauung die Entstehung der Plasmabrücken, die wir allerdings bisher nur für die Pilze genau kennen. Bei den Pilzen wird ja das Zytoplasma mit allen seinen Vakuolen und anderen Einschlüssen einfach durch die ringförmig heranwachsende Wand mehr und mehr eingeschnürt, bis nur noch ein feiner Strang homogenen Zytoplasmas übrig ist, die Plasma-

brücke. Es ist wahrscheinlich, daß auch die primären Plasmabrücken von Volvox und von den Gefäßpflanzen in prinzipiell ähnlicher Weise entstehen. Daß mehrere Plasmabrücken durch solche Einschnürung in einer Wand entstehen können, wissen wir ja von den Flechtenpilzen her, deren Querwände oft von mehreren Plasmabrücken durchzogen sind.

Daß bei einer derartigen Einschnürung nicht nur die „Hautschicht" übrig zu bleiben braucht, wenn eine solche besteht, ist selbstverständlich. Man kann, wie ich 1902b, S. 104 schon sagte, ein Glasrohr zu äußerst feinen Fäden ausziehen, die bis zuletzt Rohre bleiben. Kienitz-Gerloff wendet sich (1902, S. 107) auch gegen die Ansicht, daß die Plasmabrücken nur aus „Hautschichtsubstanz" bestehen sollen. Es gilt heute noch das, was ich 1902, S. 147 sagte: „Ich habe schon in meinem Referate (1902) diese Annahme von Gardiner (1884, S. 87), Noll (1888, S. 561, Anmerkung) und Strasburger (1901, S. 504—506) zurückgewiesen und bemerke nur noch dazu, daß diese Hypothese deshalb schwierig zu beweisen und zu widerlegen ist, weil man bisher nicht weiß, wo die morphologische und physiologische innere Grenze der „Hautschicht" zu suchen ist und wie man sie vom „Hyaloplasma" unterscheiden soll."

Morphologisch sind die Plasmabrücken genau wie das normale, reine Zytoplasma optisch homogene Gebilde und gleichen den feinsten Zytoplasmafäden völlig.

Ganz im allgemeinen verhalten sich auch die Plasmabrücken nicht anders gegen mikrochemische Reagentien wie Zytoplasmafäden, welche bei der Plasmolyse ausgezogen worden sind. Gardiner (1883, S. 879) untersuchte das Verhalten solcher Zytoplasmafäden in Parenchymzellen des Blattpolsters von Robinia gegen absol. Alkohol, 1proz. Osmiumsäure, 1proz. Chromsäure, gesättigte Pikrinsäurelösung, Silbernitrat, Goldchlorid und fand, daß Chromsäure die Fäden zerstörte, alle anderen Lösungen sie fixierten, Goldchlorid und Silbernitrat mit geringem Erfolg, Pikrinsäure sehr gut, am besten aber (siehe die Anmerkung) doch Osmiumsäure.

Für die Plasmabrücken von Volvox und Viscum (Arth. Meyer 1897a, S. 106) ist auch Osmiumsäure das beste, Pikrinsäure ein sofort wirkendes gutes, Alkohol sowohl wie Chromsäure ein schlechtes Fixierungsmittel.

Man wird wohl in allen Fällen eine völlige Übereinstimmung der Reaktionen nur dann erhalten, wenn man auf die Plasmabrücken und auf durch Plasmolyse entstandene sehr feine Zytoplasmafäden derselben Zelle jedes der Reagentien einwirken läßt.

Ich habe einen solchen Versuch nur mit den Zellen von Hypomyces rosellus vorgenommen und sagte darüber (1902, S. 147 und 149): „Die mit Chlorzinkjod behandelten Plasmabrücken zeigen stets dasselbe Lichtbrechungsvermögen und dieselbe Färbung wie das in gleicher Weise wie sie behandelte Zytoplasma." Und: „Vergleicht man die verschiedenen Bilder, die man bei Untersuchung ohne und nach Härtung mit eventuell darauf folgender Färbung durch Jod, Säureviolett 6B oder Eosin erhält, so kommt man zu der Überzeugung, daß kein Unterschied zwischen dem ge-

wöhnlichen Zytoplasma, den ausgesponnenen Fäden und den Plasmabrücken zu erkennen ist, daß man also in den Plasmabrücken nur dünn ausgezogene Zytoplasmafäden vor sich hat."

Die Plasmabrücken können bei der Plasmolyse im Zusammenhang mit den Zytoplasmafäden aus den Perforationen herausgezogen werden, scheinen auch sonst wie Pseudopodien aus den Perforationen herausgezogen zu werden und wie Pseudopodien, bei der sekundären Entstehung der Plasmabrücken, in die Membranen hineinzuwachsen.

Die Absterbeerscheinungen der Plasmabrücken sind denen des Zytoplasmas wesentlich gleich.

Die Plasmabrücken einer Zelle verhalten sich stets anders wie Geißeln, welche derselben Zelle angehören, gegen Reagentien.

So fixierte Jodjodkaliumlösung I die Geißeln und Plasmabrücken von Volvox, aber letztere werden dabei stäbig oder körnig und färben sich etwas stärker als die glatt bleibenden Geißeln (Arthur Meyer 1896 c, S. 196). Setzt man Schwefelsäure zu den mit Jodjodkalium fixierten Organen, so werden die Plasmabrücken zarter, die Geißeln quellen (S. 197). Vierprozentige, mit Essigsäure versetzte Ferrozyankaliumlösung verquillt die Plasmabrücken, während sie die Geißeln erhält (S. 195).

B. Die Plasmabrücken der tierischen Zellen.

a) Einleitung.

Ehe ich auf die Besprechung der Plasmabrücken der tierischen Zellen eingehe, will ich, besonders mit Hinblick auf die Betrachtungsweise hierher gehörender Tatsachen durch Histologen und Anatomen noch folgendes über die verschiedenen Arten des Zusammenhanges der Zytoplasmamassen der Protoplasten sagen.

Wir wollen zuerst den Begriff der mehrkernigen und den der einkernigen Zelle in den Vordergrund stellen. Einkernige Zellen, mit denen wir es ja in diesem Buche hauptsächlich zu tun haben, sind alle isoliert lebenden oder im Gewebe durch mehr oder weniger dicke Plasmabrücken verbundenen Zellen, welche einen Kern führen. Mehrkernige Zellen, „Polyplasten" sind solche einzeln lebende oder durch Plasmabrücken mit anderen Zellen verbundene Zellen, bei denen in einem wesentlich gleichförmigen Zytoplasma mehrere oder viele Kerne liegen.

Sind einkernige oder mehrkernige Zellen durch Plasmabrücken verbunden, so nennen wir das ganze durch das Zytoplasma verbundene System von Zellen oder ein Stück davon ein „Konzellium". Konzellien können nur aus einer Art von Zellen aufgebaut sein („Homokonzellien") oder aus zwei oder mehreren Arten (Synkonzellien).

Von dieser Betrachtungsweise aus kann eine Gewebeart (die nur aus einer Art von Zellen zusammengesetzt ist) verschiedenen Wert haben. 1. Sie können aus einkernigen Zellen bestehen, die nicht im zytoplasmatischen Zusammenhang stehen. Bei höheren Pflanzen kommt kein derartiges Gewebe vor. Wo ein derartiges Gewebe bei niederen Pflanzen vorkommt, bezeichnen wir es besser

als Kolonie. Vielleicht ist das tierische Knorpelgewebe ein hierher gehörendes Beispiel. 2. Das Gewebe kann ein Konzellium sein. Alle Gewebearten der höheren Pflanzen sind Konzellien. Für die höheren Tiere sind die Bindegewebe und Epithelien Beispiele. 3. Als ein Übergangsglied zwischen diesen zwei Gewebearten und dem normalen Polyplasten würde man eine „Gewebeart" betrachten können, die aus einem Polyplasten bestände, in dem

Fig. 175. Retikuläres Bindegewebe aus der Marksubstanz (den Lymphsinus) einer mesenterialen Lymphdrüse von der Katze. Die Retikulumfasern liegen durchgehends innerhalb der Zellen. Nach HEIDENHAIN (1911, Fig. 648).

Netze von ergastischen Fibrillen oder ähnliche diesen Zusammenhang des Zytoplasmas beschränkende Gebilde eingelagert wären, die den Charakter des Polyplasten stark beeinflußten.

Als Übergang zwischen Konzellium und Polyplast darf man auch Gewebearten betrachten, bei denen die Plasmabrücken sehr dick sind. Solche Gewebe kommen bei den Pflanzen nicht vor, nicht selten aber bei den Tieren. Sehen wir von den jugendlichen Entwicklungsstadien mancher Gewebe (z. B. Herzmuskulatur), die wir hierher rechnen könnten, ab, so finden wir solche dicken Plasmabrücken z. B. im retikulären Bindegewebe aus der Marksubstanz der mesenterialen Lymphdrüsen der Katze (Fig. 175).

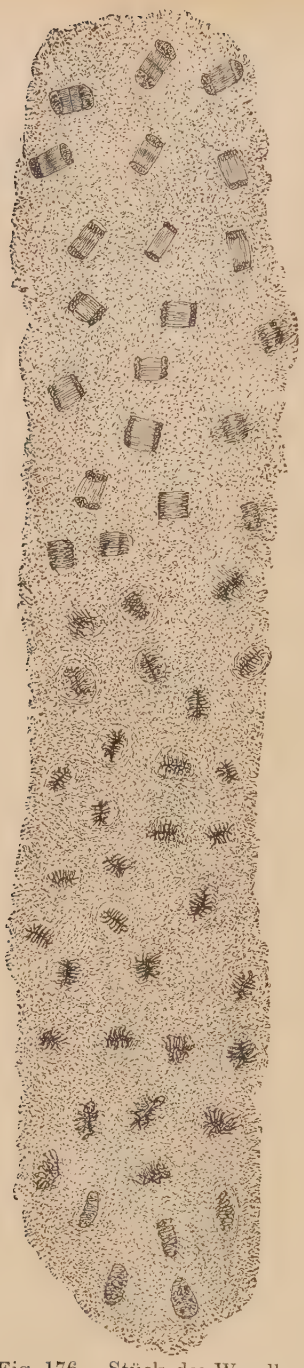


Fig. 176. Stück des Wandbelages des Embryosackes von Fritillaria imperialis. Der Polyplast vermehrt seine Kerne durch Teilung. Nach Strasburger (Das Botanische Praktikum 1913, Fig. 242).

Unter den mehrkernigen Zellen kann man vom entwicklungsgeschichtlichen Sandpunkt aus 3 Arten unterscheiden.

1. Es kann eine mehrkernige Zelle dadurch entstehen, daß die einkernige Zelle unter fortgesetzter Vermehrung der Kerne durch Teilung heranwächst. Im Pflanzenreich sind die ungegliederten Milchröhren solche Polyplasten (siehe Molisch 1901). Ebenso ist der Wandbelag des Embryosackes von Fritillaria (Fig. 176) ein solcher Polyplast.

2. Es kann eine mehrkernige Zelle durch Verschmelzung mehrerer einzeln lebender einkerniger Zellen entstehen. Dahin gehört das Plasmodium der Myxomyzeten (siehe de Bary, vergl. Morphologie und Biologie der Pilze usw., 1884. Progressus rei bot. III, 1910, S. 496).

3. Es kann eine mehrkernige Zelle aus einem Konzellium dadurch entstehen, daß die nur durch Plasmabrücken verbundenen Protoplasten, eventuell unter Lösung der Zwischensubstanz, miteinander vollständig verschmelzen. Im Pflanzenreich kommt dieser Fall bei der Bildung der gegliederten Milchröhren aus dem Meristem vor.

Vom morphologischen und physiologischen Standpunkt wird man ferner zwei verschiedene Arten der mehrkernigen Zelle mit Wahrscheinlichkeit unterscheiden können. 1. wird es solche geben, bei denen die Zellkerne eine feste Lage im Gesamtzytoplasma haben, so daß zu jedem Zellkern gleichsam ein bestimmtes Stück des Zytoplasmas hinzugehört. So würde man geradezu jeden Kern mit seinem dazu gehörenden Stück Zytoplasma als Energide im Sinne von Sachs (Flora 1892 und 1895) bezeichnen können. Es scheint so, als gehöre der Polyplast einer Caulerpa und Valonia zu dieser Art von mehrkernigen Zellen. Auch den wohl nur als Übergangszustand, z. B. im jungen Epithelgewebe vorkommenden Fall, bei welchem im Polyplasten rein zytoplasmatische Grenzflächen zwischen den Zellen auftreten, könnte man hierher rechnen. 2. gibt es anscheinend Polyplasten, bei denen die

Kerne im Zytoplasma beliebig hin und her wandern können, nicht an eine bestimmte Zytoplasmaportion gebunden sind. Vielleicht gehören die Plasmodien der Schleimpilze hierher.

Es ist zu betonen, daß die Polyplasten von diesem Gesichtspunkte aus noch näher untersucht werden müssen.

Ähnlich wie die Polyplasten lassen sich auch die aus einer Art von Zellen zusammengesetzten Gewebe, welche Konzellien sind, in verschiedene Arten einteilen.

1. Es kann ein solches Konzellium aus einer einkernigen Zelle dadurch entstehen, daß diese sich durch fortgesetzte Zweiteilung und unter jedesmaliger Beschränkung des zytoplasmatischen Zusammenhanges der Teilprodukte vermehrt, gewöhnlich zugleich durch Ausscheidung ergastischer Zwischensubstanz zwischen die Teilprodukte. Diese Art der Entwicklung einer konzelliösen Gewebeart ist die bei den höheren Pflanzen allgemein verbreitete.

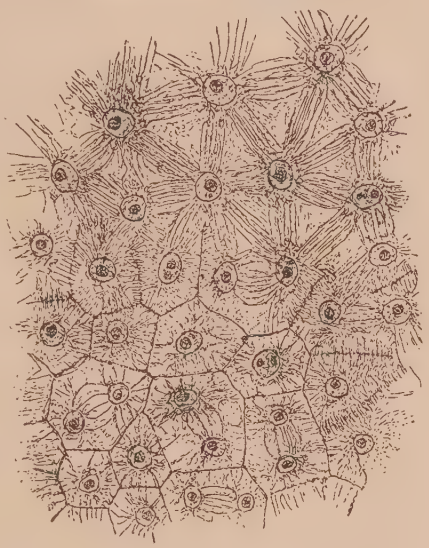


Fig. 177. Polyplast des Wandbelages aus dem Embryosacke von Reseda. Beginn der Bildung des Konzelliums. Figur nach Strasburger.

2. Es kann ein solches Gewebe auch aus einer einkernigen Zelle dadurch entstehen, daß deren Protoplast unter fortgesetzt wiederholter Teilung des Kernes heranwächst, bis eine genügend große mehrkernige Zelle entstanden ist, und daß dann durch Einschaltung von fester oder flüssiger ergastischer Zwischensubstanz und Ausbildung von Plasmabrücken eine Abgrenzung von einkernigen Zellen eintritt. Dieser Vorgang findet sich z. B. im Beginn der Endospermbildung der Angiospermen (s. Fig. 177); bei den Tieren soll er z. B. (nach Schaffer [1901]) bei der Bildung des Knorpelgewebes vorkommen (s. Fig. 178).

3. Der Fall 2 kann ferner dadurch eine Änderung erleiden, daß die mehrkernige Zelle durch Fusion vorher einzeln lebender Protoplasten zustande kommt.

4. Der Fall 2 kann zuletzt auch dadurch verändert erscheinen, daß die mehrkernige Zelle durch Fusion der einkernigen Zellen eines Konzelliums entsteht.

5. Die Entstehung eines derartigen Gewebes würde auch so vor sich gehen können, daß einzeln lebende einkernige Zellen zusammenwanderten, Zytoplasmafortsätze ausstreckten und mittels dieser sich in Verbindung setzten, indem die verbundenen Fortsätze Plasmabrücken würden. Zwischen den Protoplasten würde dann eine flüssige oder feste Zwischensubstanz ausgeschieden.

So entsteht bei Tieren, deren Körper im Anfang nur aus Epithelien aufgebaut ist, in leicht zu beobachtender Weise dadurch

ein Mesenchym, daß Zellen der Epithelien auswandern und sich durch Plasmabrücken in Verbindung setzen (Fig. 179).

Auch der Mantel der Tunicaten ist wohl ein hierher gehörendes Beispiel. Er entsteht an den Larven als eine gallertartige, durchsichtige, strukturlose Ausscheidung des Ektoderms (*ec*, Fig. 180). Durch letzteres wandern dann Mesenchymzellen (*b*) ein, welche sich durch Zytoplasmafortsätze verbinden, sich später auch teilweise in kugelförmige Zellen umwandeln. (Siehe Korschelt und Heider 1893, S. 1283 und Bronns, Klassen und Ordnungen des Tierreichs 1897, S. 220 und Taf. XIII, Fig. 4.)

Fig. 178. Junger Knorpel aus dem Flossenstrahl einer 3 cm langen Ammocoetes. Längsschnitt. (Nach Schaffer. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 70, Fig. 3, Taf. VII).

Ich habe bei diesen Auseinandersetzungen das von Zoologen und Anatomen oft gebrauchte Wort Synzytium nicht angewandt, weil es in verschiedenem Sinn gebraucht wird.

Hertwig (1912, S. 459) wendet das Wort Synzytium „oder Zellfusion", wie er sagt, für unseren Begriff der mehrkernigen Zelle an. Er nennt das Plasmodium der Myxomyzeten, ebenso wie den Protoplasten von Caulerpa ein Synzytium und würde auch den mehrkernigen Protoplasten einer ungegliederten Milchröhre so nennen.

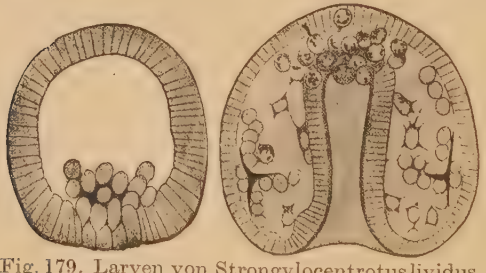


Fig. 179. Larven von Strongylocentrotus lividus. Links Blastula mit beginnender Mesenchymbildung, rechts Gastrula mit schon differenziertem Mesenchym. Nach Boveri.

Heidenhain (1907, S. 50) bezeichnet ebenfalls im allgemeinen als „Synzytium oder Symplasma (Studnička)" eine mehrkernige Zelle, sagt jedoch: „Das quergestreifte Primitivbündel darf man indessen nicht ein Synzytium nennen, da es ein ganz bestimmter, der Fortpflanzung durch Spaltung fähiger Formbestandteil" ist. Rohde (1914, S. 1) nennt Gewebe, welche aus einer mehrkernigen Zelle hervorgehen, die durch Verschmelzung vorher einkerniger embryonaler Zellen entstanden sind, ein Synzytium. Merkwürdigerweise nennt er dann ein Gewebe, welches aus einer vom Anfange an mehrkernigen Zelle hervor-

geht, ein Plasmodium. Diese Verwendung des Wortes würde im direkten Widerspruch mit seiner ursprünglichen Bedeutung stehen.

Die Zwischensubstanzen.

Es wird weiter zweckmäßig sein, vor der Behandlung der Plasmabrücken einiges über die Zwischensubstanzen zu sagen, obgleich sie in diesem Buche nicht eingehender behandelt werden sollen; denn die Zwischensubstanzen werden ja von den Plasmabrücken durchsetzt, beeinflussen die Form der Plasmabrücken und könnten je nach ihrer Natur das Bestehen von Plasmabrücken fordern oder entbehrlich machen, letzteres, wenn sie selbst zytoplasmatischer Natur wären.

Ich will unter Zwischensubstanz nur eine zwischen den Protoplasten eines Gewebes liegende, von den Gewebeprotoplasten selbst gebildete Substanz verstehen[1]), die selbstverständlich dabei auch an der Grenze der betreffenden Gewebemasse als einfache Membran auftreten kann, wo sie nur von einer Zelle gebildet wird. Die meisten Gebilde, die als Kutikula und Pellikula bezeichnet werden, scheiden also aus unserer Betrachtung aus. Die Zwischensubstanzen der pflanzlichen Gewebe, die Zellmembran der Pflanzenzellen, ist dadurch ausgezeichnet, daß sie wesentlich aus Kohlehydraten aufgebaut ist und in vielen Fällen bei ihrer Ausscheidung eine kristallinische Struktur besitzt (siehe Arthur Meyer, Erstes mikroskopisches Praktikum, Jena 1907, 2. Auflage. S. 180). Diese Tatsache läßt die Idee, daß die pflanzliche Zwischensubstanz protoplasmatischer oder alloplasmatischer Natur sei, nicht ernsthaft aufkommen, da die sie bildenden Kohlehydrate nichts mehr an sich haben, was das Zytoplasma auszeichnet.

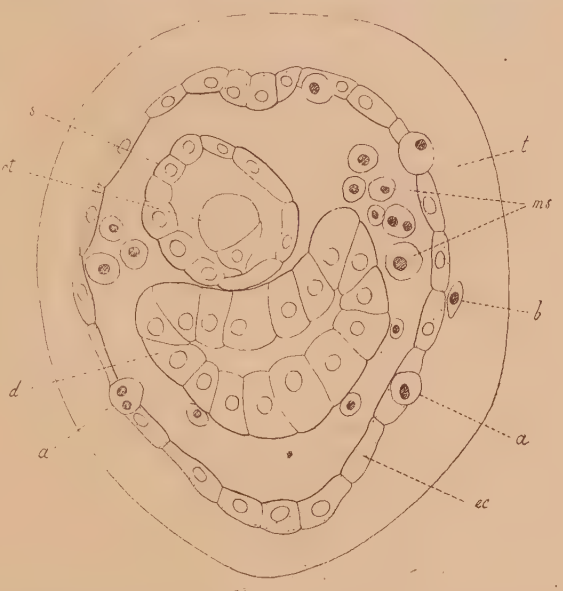


Fig. 180. Querschnitt durch eine bereits festgesetzte Larve von Phallusia mammilata. *t* Zellulosemantel. *a* Mesenchymzellen im Durchtritt durch das Ektoderm begriffen. *b* Mesenchymzelle in dem Zellulosemantel. Nach Kowalevsky (1892 Fig. 9).

[1]) Ob die von benachbarten Zellen erzeugte Zwischensubstanzmembran manchmal mehr oder weniger leicht in ihrer mittleren Region, direkt oder bei Anwendung von Reagentien, gespalten werden kann oder nicht, ob sie also mehr oder weniger homogen angelegt wird, erscheint mir unwesentlich, so daß ich nicht scharf zwischen „Zellmembran“ und „Interzellularsubtanz“ unterscheide, wie es Hertwig (1912, S. 120) tut.

Die pflanzliche Zellmembran wächst auch nachweislich wesentlich durch Apposition, wenn auch Intususzeptionswachstum vorkommen kann.

Anders ist es bei tierischen Zellen. Ihre Zwischensubstanz besteht wesentlich aus im amorphen Zustand befindlichen Eiweißstoffen. Da solche Eiweißstoffe im Protoplasten oft in größerer Menge vorkommen, so neigen die Forscher eher dazu, die Zwischensubstanzen der tierischen Zellen als alloplasmatische Gebilde zu betrachten oder sie sogar mehr oder weniger zum Zytoplasma zu rechnen.

Ich will noch bemerken, daß wir die sich in Interzellularräumen zwischen den Gewebezellen bewegenden Flüssigkeiten auch zu den „Zwischensubstanzen" rechnen können, doch sprechen wir hier nur von den gallertartigen oder mehr oder weniger festen Zwischensubstanzen, wie sie vorzüglich in den Bindegeweben vorkommen.

Derartige Zwischensubstanzen sind meiner Meinung nach durchaus ergastischer Natur, denn sie sind 1. aus relativ einfachen chemischen Stoffen aufgebaut, 2. zeigen sie keine Spur einer Reizbarkeit[1]), 3. liegen keine morphologischen Tatsachen vor, die uns zwingen, sie als Umgestaltungen von Zytoplasma zu betrachten.

Wie ich, betrachtet sie auch O. Hertwig (1912, S. 114) als „äußere Plasmaprodukte" und ebenso sagt Wilson (1900) von der Zellmembran: „Since the wall belong to the passive or metaplasmic products of protoplasm rather than to living cell itselv."

Heidenhain (1907, S. 47) bezeichnet dagegen die Zwischensubstanzen als „lebende Materie", als „Metaplasma", als Strukturmasse, welche „mehr oder weniger direkt aus dem Protoplasma sich ableiten und von ihm gewissermaßen der Deszendenz nach abstammen". Er faßt die Zwischensubstanzen also ungefähr als alloplasmatische Gebilde auf.

Besonders erschwerend für die Vorstellung von der rein ergastischen Natur der Zwischensubstanzen ist es immer gewesen, daß die meisten der Zwischensubstanzen feine Fibrillen oder gröbere Fasern enthalten. Man konnte sich über die Entstehung dieser Fibrillen und Fasern nicht einigen und ihre Existenz mit der Vorstellung von der ergastischen Natur der Zwischensubstanzen meist nicht in Einklang bringen. Bei den pflanzlichen Zellmembranen kommen ähnliche Strukturen auch vor (z. B. bei Sklerenchymfasern; siehe Arth. Meyer, Erstes mikroskop. Praktik., 2. Aufl., 1907, S. 180), ohne daß sie Zweifel an der ergastischen Natur der Zellmembranen erweckten.

Die verschiedenen Ansichten über die Natur und Entwicklungsgeschichte der kollagenen Fibrillen finden sich bei Merkel (1909, S. 346) zusammengestellt. Er sagt:

„Ein Teil der Untersucher vertritt die Ansicht, daß die kollagenen Fasern direkt aus dem Protoplasma der Bindegewebszellen entstehen, Flemming (Handbuch der vergl. u. experim. Entwicklungsg. d. Wirbeltiere, 3. Bd., 2. Teil, Jena 1902), Mall (1902), Zachariades (C. R. d. l. Soc. de biol. 1898), Studnička (1903), Spalteholz (Verh. anat. Ges. Rostock 1906), Masur (Anat. Hefte H. 105, Bd. 35, 1907), Meves (Anat. Anz. Bd. 31, 1907).

Sie stehen dabei oft bewußt oder unbewußt unter dem Einfluß der gewaltigen Autorität M. Schultze's, der in seinem Aufsatze über Muskelkörperchen (Arch. f.

[1]) Für die Reizbarkeit der Zwischensubstanzen, die wohl behauptet worden ist (siehe Rohde [1914, S. 121]), gibt es meines Wissens keine Beweise.

Anat. u. Physiol. 1861, S. 13) sagt: „Aber wie bei der Entwicklung der Muskelfasern Spuren unveränderten Protoplasmas zwischen Fibrillen übrig bleibt, so bleibt auch bei den Zellen, deren Protoplasma sich in fibrilläres Bindegewebe umwandelt, außer den Kernen noch ein wenig unverändertes Protoplasma übrig, welches erstere in freilich oft nur sehr geringer Menge umgibt.“ Boll (Arch. f. mikr. Anat. Bd. 8, 1872), einer der intimsten Schüler M. Schultze's, hat dann in einer größeren Arbeit den Gedanken seines Lehrers schriftlich und bildlich genauer ausgeführt und hat mit seiner sehr bestimmt vorgetragenen Meinung bis heute großen Erfolg erzielt.

2. Eine zweite Ansicht, welche mit den Anschauungen M. Schultze's und der Darstellung von Boll nicht ganz brechen will, rückt die Entstehung der Fasern an die Oberfläche der Zellen und sagt: Die kollagenen Fasern entstehen aus einer Randschicht der Zellen, Mall (1902), Studnička (1903, 1903b; Anat. Anz. Bd. 31, 1907), Hansen (1899); auch Flemming (Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt. 1897) und Golowinski (Anat. Hefte, H. 99, Bd. 33, 1907) gehören hierher.

Die drei ersten der genannten Autoren belegen diese Außenschicht mit dem Namen Exoplasma oder Ektoplasma, wobei die Exoplasmaschicht bald mehr die Zusammensetzung des eigentlichen Zellprotoplasmas bewahrt, bald eine größere oder geringere Umwandlung erfahren soll. Die Unstimmigkeit in dem, was die einzelnen Untersucher als Exoplasma bezeichnen, veranlaßt v. Ebner (1906) zu der Bemerkung, „daß die Einführung der Begriffe Exoplasma oder Ektoplasma in die Frage der Bildung der Grundsubstanz des Bindegewebes keineswegs den Gegenstand klarer macht“.

3. Die dritte Meinung läßt, ganz revolutionär, die kollagenen Fasern in einer amorphen Grundsubstanz entstehen, welche mit den Zellen ganz direkt nichts zu tun hat, v. Ebner (Z. f. wiss. Zool. 62. Bd., 1897), Merkel (Verh. d. Ges. d. Naturf. u. Ärzte, Nürnberg 1893, II. Verh. d. Anat. Ges., 9. Vers. Basel 1895), Renaut (Traité d'histologie pratique, T. I, S. 229, 1893; T. II, Fasc. 1, 1897), Laguesse (Arch. d'anat. microsc., T. VI, 1903).

Alle Untersucher stützten ihre Darstellungen mit gewichtigen Gründen, und es fehlt auch nicht an solchen, welche den Versuch machen zwischen den verschiedenen Ansichten zu vermitteln (Laguesse, ebenda). — In neuerer Zeit haben auch die lamellösen Bildungen des Bindegewebes eine größere Beachtung gefunden (Laguesse, Compt. rend. l'Assoc. d. Anat. Toulouse 1904. Bibliograph. anat. Supplém. S. 123), was sie auch vollauf verdienen.“

Die eigene Ansicht spricht Merkel folgendermaßen aus: „Die ursprüngliche Quelle für alles Bindegewebe ist das bekannte Zellsynzytium des Mesenchyms. Dasselbe scheidet eine amorphe Gallertsubstanz aus, welche entweder nur spärlich (Sehnen, retikuläres Bindegewebe der lymphoiden Organe) oder in größerer Menge, selbst reichlich vorhanden ist (Amphibien, Nabelschnur). Sie erfüllt dann die Lücken des Zellnetzes, kann sich sogar relativ weit über dasselbe hinaus erstrecken, ohne daß Zellen ihr folgen (Muskeln). Überall da, wo die Gallerte mit anderen Geweben zusammenstößt (Epithelien und ihre Derivate, Muskeln, Nerven), verdichtet sie sich zu einer amorphen Genzschicht (Membrana terminans, Umhüllung der Muskel- und Nervenfasern). — Im Innern des Bindegewebes selbst nehmen die Zellen an der Bildung der Fasern ebenfalls keinen direkten Anteil, dieselben entstehen vielmehr ausschließlich in der Gallerte, die Zellen dienen nur zur Erzeugung dieser letzteren. Die Faserstruktur tritt in der Gallerte meist als ein indifferentes, sehr zartes Netz in die Erscheinung, welches erst in der Folge durch Zerreißen der weniger beanspruchten Fäden zu glatten und unverzweigten Fasern umgewandelt wird. Die Faserbildung erfolgt entweder direkt in der Gallerte oder in Lamellen, welche sich zuvor aus dieser abscheiden.“ — „Bei ihrem ersten Auftreten sind die Fasern noch nicht kollagen, sie sind auch zumeist noch nicht glatt und glänzend wie echte Bindegewebsfasern, man findet sie vielmehr noch körnig, nicht selten varikös. Erst später, wenn auch oft sehr zeitig, nehmen sie das vom fertigen Bindegewebe her bekannte Aussehen an.“

Meves (1910, S. 149) gruppiert die neuere Literatur von Flemming ab folgendermaßen:

„1. Die Bindegewebsfibrillen entstehen durch Umwandlung von Protoplasmafortsätzen (Zachariades, v. Szily).

2. Die Bindegewebsfibrillen sind Umbildungen einer zytoplasmatischen Struktur (Flemming, Reinke, Waldeyer, Spuler, Studnička, Hansen, Spalteholz u. a.).

3. Die Bindegewebsfibrillen entstehen aus einer von den Zellen gebildeten formlosen Substanz (Merkel, v. Ebener, Retterer, Mall, Renaut, Laguesse, Bruni)".

Wir sehen schon aus diesen Zusammenstellungen, daß die Meinungen über die Entstehung und das Wesen der Bindegewebsfibrillen und damit auch der Zwischensubstanz der Bindegewebe recht verschiedenartig und wenig geklärt sind.

Von unserem Standpunkt aus, von dem, daß die Zwischensubstanz ergastischer Natur ist, erscheinen folgende Arten der Entstehung der Fibrillen als möglich:

1. können sie entstehen a) als Umwandlungsprodukte von Teilen einer ursprünglich ganz homogenen ergastischen Zwischensubstanz, b) als freie Neubildungen in einer solchen homogenen ergastischen Zwischensubstanz; 2. können sie in direkter Berührung mit Zytoplasma, selbst innerhalb dieses, also eventuell auch innerhalb feiner Plasmabrücken und Ausläufern des Zytoplasmas, als ergastische Gebilde angelegt werden und dabei a) in fortgesetzter Berührung mit dem Zytoplasma heranwachsen oder b) auch nach Loslösen von diesem noch weiter wachsen.

Es scheint mir nach den tatsächlichen Angaben, welche wir bei folgenden Forschern finden: Boll 1872, Rollet (1872, Unters. a. d. phys.-hist. Inst. Graz), Flemming (1891, Festschr. f. R. Virchow), Merkel 1895, Flemming (1897, Zeitschr. f. Biol., Bd. 34, N. F. 16), Spuler (1896, Anat. Hefte, Abt. 1, Bd. 71), Zachariades 1898, Hansen (1899), Schuberg (1903), Spalteholz (1906, Verh. d. anat. Ges. Rostock), Maximow (1906, Arch. f. mikroskop. Anat. und Entwicklungsg., Bd. 67), Golowinski (1907, Anat. Hefte, Abt. 1, Bd. 33), Dautschakoff (1908, Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 73), v. Szily (1908, Anat. Hefte, Abt. 1, Bd. 35), Merkel (1909), Meves (1910), Hartmann (1910), als sei der Fall 2 der Natur entsprechend.

Unter allen Umständen haben wir also festzuhalten, daß die Zwischensubstanzen der Bindegewebe und ähnliche Gebilde, ebenso wie die Flüssigkeiten, welche innerhalb der Interzellularräume liegen oder fließen, rein ergastischer Natur sind.

b) Über die Plasmabrücken der Epithelzellen, Bindegewebszellen und glatten Muskelzellen.

Wir verstehen bei den Tieren wie bei den Pflanzen unter Plasmabrücken alle zytoplasmatischen Verbindungen zwischen ein- und mehrkernigen Zellen, deren Protoplasten durch ergastische Massen bis auf diese zytoplasmatischen Zusammenhänge voneinander geschieden werden. Als die Protoplasten der Zellen relativ voneinander trennende Gebilde kommen bei den Tieren ergastische Flüssigkeiten oder gallertartige bis feste Zwischensubstanzen vor. Unter den Begriff der Plasmabrücken fallen also die in der tierischen Histologie mit dem Namen Protoplasmaverbindungen, Plasmodesmen, Zytodesmen, Zellverbindungen, Zellbrücken, Interzellular-

brücken, Anastomosen bezeichneten Gebilde, sobald sie wirklich ganz oder teilweise aus Zytoplasma bestehen, welches kontinuierlich von einem Protoplasten zum andern zieht. Auf die unnötig reiche Namenbildung von Studnička (1912, S. 497) weise ich nur hin.

Über die Plasmabrücken der tierischen Zellen sind zahlreiche Arbeiten erschienen, von denen ich nur die wichtigsten hervorhebe. Die älteren, und die von mir teilweise nicht in das Literaturverzeichnis aufgenommene Literatur findet man bei Klecki (1891), Henneguy (1896), Studnička (1898b) und Schuberg (1903).

Wie die Frage der Plasmabrücken in der Botanik erst seit Tangl's (1880) Arbeit in Fluß kam, obgleich Plasmabrücken schon früher gesehen worden waren, so ist die Frage der Interzellularbrücken bei den Histologen erst diskutiert worden, nachdem Bizzozero 1872, Ranvier, Flemming 1876 erkannt hatten, daß die sogenannten Riffzellen oder Stachelzellen, die von Max Schultze 1864 in den tieferen Schichten der Epidermis usw. entdeckt worden waren, Zellen sind, welche durch protoplasmatische Fortsätze, die Flemming Interzellularbrücken nannte, verbunden sind. Den phantastischen Beobachtungen und Behauptungen, welche Heitzmann (1883) von 1873 an bis 1883 veröffentlichte, brauchen wir nicht weiter zu berücksichtigen.

Kölliker (1889, S. 8) weist Heitzmann's Arbeiten auch ab und faßt dabei seine Meinung über das damals über die Plasmabrücken bekannte zusammen, indem er folgendes sagt:

„Es ist ganz unzweifelhaft, daß sehr viele Elemente des tierischen Organismus keinerlei Verbindung untereinander eingehen und ganz selbständig sind. Als solche mache ich namhaft: a) die Elemente des Blutes und vieler Drüsensäfte, b) die typischen quergestreiften und glatten Muskelfasern, c) die Fettzellen, d) viele Epithelzellen mit Membranen, wie die Darmzylinder, die Drüsenepithelien, die Linsenfasern usw., e) alle Epidermiszellen in ihrer Beziehung zum mittleren Keimblatte, mit Ausnahme vielleicht der sogenannten Nervenendzellen, f) viele Knorpelzellen, die Zellen der Chorda dorsalis, g) die Eier und Samenzellen, h) die Furchungskugeln vieler Embryonen.

Auf der anderen Seite ist längst bekannt, daß bei Tieren auch Elemente vorkommen, die untereinander verbunden sind, und wußte man lange vor Heitzmann, daß die Protoplasten oder Zellen der Bindesubstanz, wie die des Bindegewebes der Knochen und Zähne aufs reichlichste untereinander sich verbinden. Auch von gewissen Muskelfasern (Insekten, Epithelzellen (Schmelzorgan), Epithel der Graafschen Follikel des Barsches, endlich von den Elementen niedriger Tiere (Spongien) war ähnliches bekannt."

Dieser Darstellung aus dem Jahre 1889 wollen wir eine kurze Besprechung der wichtigsten Gewebe, bei denen Plasmabrücken gefunden wurden, anfügen, welche zeigen soll, wie unsere Kenntnisse ungefähr jetzt stehen.

Epithelzellen.

Von diesen sind vorzüglich die Epidermiszellen von Amphibienlarven und Amphibien untersucht worden. Eberth 1860, Langerhans 1872, Schultze 1867, Leydig 1876, Peremeschko 1879, Pfitzner (1880), Flemming ([1882] und 1889 sowie [1895]), Cohn (1895) haben zuerst wichtige Beiträge zur Kenntnis der Plasmabrücken dieser Zellen geliefert.

1896c habe ich zur Orientierung über dieses Gewebe die Epithelzellen des Schwanzes der Geburtshelferkröte (Alytes) untersucht und gebe hier das damals mitgeteilte wieder.

Die Zellen der äußeren Epithelschicht sind in ihrer oberen Hälfte fest miteinander verbunden, sie haben unbedingt zwischen sich eine Membransubstanz (Kittsubstanz) ausgeschieden. Diese Membran ist schon als relativ stark lichtbrechende Linie (in Fig. 181 a) zu verfolgen, wenn man die lebenden Zellen betrachtet. An mit Osmiumsäure und 60 proz. Alkohol gehärtetem Material erkennt man die Membran leicht, wenn man die Zellen in schwach alkoholische Safraninlösung, oder noch besser, in Pikrinhoffmannsblau einlegt. Die Kittsubstanz färbt sich dann dunkler als das Protoplasma und man kann sie bis in die Höhe des Zellkernes hinab verfolgen (Fig. 181 b), allerdings löst sie sich dort in gefärbte Strichelchen auf und scheint dann schon von den Plasmabrücken durchbrochen zu werden. Cohn (1895) hat die Kittsubstanz in der Haut des Axolotls mit Heidenhain'scher Eisenhämatoxylinfärbung in ähnlicher Weise tingieren können. Es ist also, im Gegensatz zu der Annahme Pfitzners (1880), die Epidermisschicht außen dicht geschlossen, wenn auch die Zellen durch Druck leicht voneinander losgerissen werden können. Stellt man tiefer auf lebende Zellen ein, so sieht man, daß zwischen den Zellen nun ein schwach lichtbrechender, von Brückchen übersetzter Streifen auftritt, ähnlich wie Fig. 181 c. Unter der Mitte der Zellen treten nämlich die Protoplasten etwas auseinander und lassen einen Interzellularraum zwischen sich, welcher nur von den zarten, fadenförmigen Plasmabrücken überbrückt wird. Diese Erscheinung kann man besser an der zweiten lebenden oder mit Osmiumsäure gehärteten Epithelschicht erkennen. Fig. 181 c stellt eine mit Osmiumsäure gehärtete, am Lichte etwas gefärbte, in 60 proz. Alkohol, dem etwas Glyzerin zugefügt war, liegende Zelle dar. Sie war braun gefärbt, während der Interzellularraum *i* farblos war. Die Plasmabrücken treten

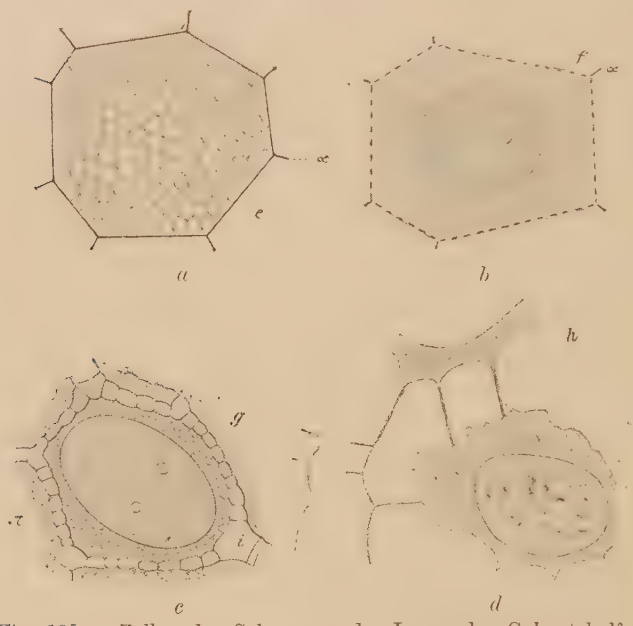


Fig. 181. Zellen des Schwanzes der Larve der Geburtshelferkröte (Alytes); *a* Zelle der äußersten Epithelzellenlage von oben gesehen; *a* Kittsubstanz; *b* dieselbe Zelle bei tieferer Einstellung (die Kittsubstanzlamelle durchbrochen); *c* Zellen aus der zweiten Epithellage; *d* lebende Zelle, nach Behandlung mit schwacher Chloralhydratlösung.

scharf und deutlich braun gefärbt hervor. Daß der Interzellularraum *i* keine feste oder gallertartige Substanz enthält, scheint mir sicher zu sein; es gelang mir nicht, durch irgendein Färbemittel die Interzellularräume der lebenden oder mit Osmiumsäure und 60proz. Alkohol behandelten Zellen so zu färben, daß die Annahme zulässig erschien, es sei eine Membransubstanz vorhanden. Wahrscheinlich sind die Interzellularräume von einer Flüssigkeit erfüllt. Daß diese Flüssigkeit nicht normale Lymphe ist, geht wohl aus Flemming's (1895) Erfahrungen hervor, daß die Interzellularräume bei Silberbehandlung eine braune Farbe annehmen können[1]). Die Plasmabrücken, welche, wie bei den Pflanzen die Zwickel (*i*, Fig. 181 c) freilassen und ungefähr so dick sind wie die vom Viscum, durchsetzen hier also mit Flüssigkeit gefüllte Interzellularräume, während sie bei Volvox Gallertmembranen, bei Viscum Zellulosemembranen durchziehen. Die Plasmabrücken verhalten sich gegen die bei Volvox angegebenen Reagentien wesentlich wie die Plasmabrücken von Volvox. Da die Interzellularräume keinen Widerstand bieten, so kann sich die Plasmanatur der Plasmabrücken auch noch in anderer Weise zeigen. Legt man auf den lebenden Larvenschwanz ein größeres Deckglas, welches einen schwachen Druckreiz ausübt, und verfolgt man das Aussehen der Zellen unter dem Mikroskop kontinuierlich, so kann man sehr häufig sehen, daß sich die Interzellularräume erweitern, die Brücken mehr und mehr dehnen, unter Umständen auch ganz kurz werden, während die Protoplasten näher zusammenrücken. Behandelt man lebende Zellen mit ganz verdünnter Chloralhydratlösung, so sieht man sie häufig langsam absterben, und dann können sich einzelne Plasmabrücken oft so verlängern, wie es in Fig. 181 d dargestellt ist, andere reißen durch und werden eingezogen. Es scheint mir danach kaum zweifelhaft, daß die Interzellularbrücken der Epithelzellen den Plasmabrücken der Pflanzen gleichwertig sind.

Fig. 182. Darmepithel von Salamandra. Die Interzellularräume sind nächst der Basis der Zellen über die Norm erweitert und die Interzellularbrücken daher an dieser Stelle gedehnt, weiter nach aufwärts indessen von normaler Beschaffenheit. Nach Fig. 8 aus Heidenhain (1907).

Die die innere und äußere Oberfläche des tierischen Körpers bedeckenden Epithelien, die einschichtigen oder mehrschichtigen, die plattenförmigen oder zylindrischen usw., scheinen alle aus Zellen zu bestehen, welche nach allen Seiten hin miteinander mittels Plasmabrücken verbunden sind. Einige Beispiele mögen erwähnt werden. Heidenhain (1888, S. 9) entdeckte Plasmabrücken im Dünndarm des Hundes. Über die Darmepithelien haben dann z. B. weiter gearbeitet: Mall 1888, Nicolas 1891, Carlier 1895,

[1]) Übrigens sind die Interzellularräume mit den Lymphbahnen verbunden. Weitere Literatur über die Frage der Interzellularräume bei Studnička 1898, S. 12.

Stöhr 1892, Cloetta (1893), Cohn 1897. In Fig. 182 sind Darmepithelzellen, in Fig. 183 Bauchfellepithelzellen von Salamandra abgebildet.

Kolossow (1893) untersuchte die Plasmabrücken der Plattenepithelien der Pleuroperitonealhöhle vom Menschen und anderen Säugetieren, von Vögeln, Reptilien, Amphibien, Fischen. Sie gleichen alle dem von mir beschriebenen Epithelzellen. Vielleicht ist es zweckmäßig, noch auf folgende Angabe des Autors hinzuweisen. Er sagt S. 343:

„Bei manchen Tieren (z. B. beim Axolotl und Salamander) haben die tiefen Anastomosen nicht immer das Aussehen querer oder schräger Brückchen, welche die interzellularen Zwischenräume durchkreuzen, sondern sie erscheinen häufig reichlich verästelt, so daß wir zwischen den Zellen bei tiefer Einstellung des Mikroskopes nicht Brückchen, sondern ein protoplasmatisches Retikulum erblicken. Die bisher geschilderten Strukturverhältnisse sind am schärfsten im Zellüberzuge der Amphibien und Reptilien ausgeprägt, wo die Dicke der Zellen sowohl, als auch die Breite der interzellularen Zwischenräume die bedeutendste ist; an anderen Stellen der Pleuroperitonealhöhle, besonders im Zellüberzuge der freien seriösen Häute sowohl bei Amphibien, als auch bei Wirbeltieren der übrigen Klassen und beim Menschen treten diese Verhältnisse weniger deutlich hervor, obgleich der Typus der Zellstruktur sich überall als derselbe erweist."

Kolossow hat auch die Plattenepithelien der Blutgefäße der Gehirnhäute und Lungen der Säugetiere und der Lymphgefäße des Frosches untersucht.

Fig. 183. Bauchfellepithelzellen von Salamandra in senkrechtem Durchschnitt mit Interzellularbrücken. Nach Fig. 7 aus Heidenhain (1907).

Barfurth (1896) beschrieb Plasmabrücken aus dem Uterusepithel von Meerschweinchen und Kaninchen. Er spricht von feinen Protoplasmafäden, welche die Spalten zwischen den Zellen überbrücken. 1897 fand er sie auch beim Menschen, bei Hund und Ratte.

Im Magenepithel der Wirbeltiere fanden Brümmer 1875, Ogneff 1893, Gärtner 1895, Carlier 1895 Plasmabrücken. Studnička (1902) beschreibt die Plasmabrücken des Epithels der Mundhöhle von Chimaera.

Die Bindegewebszellen.

Es scheint so, als seien alle bisher untersuchten, als Stütz-, Füll- oder Bindegewebe bezeichneten Gewebe Konzellien. Freilich sind vorzüglich die niedriger stehenden Tiergruppen noch recht unzulänglich bearbeitet. Die verschiedenen Arten der Bindegewebe unterscheiden sich vorzüglich durch die Beschaffenheit der Zwischensubstanz, welche, wie gesagt, meiner Anschauung nach stets ergastischer Natur ist. Diese Zwischensubstanz kann bei den sogenannten Gallertgeweben sehr zart sein (bei den Heteropoden, im Glaskörper des Auges), dabei homogen oder nur von wenigen gröberen, aus Elastin bestehenden Fasern durchsetzt sein. Bei dem „eigentlichen Bindegewebe" („faserige Bindesubstanz") ist die Zwischensubstanz fester und es kommen in einer, nur in geringer Menge vorhandenen homogenen Grundmasse, sehr zahlreiche feine „Bindegewebsfibrillen" vor, die aus beim Er-

hitzen mit Wasser Glutin gebenden Kollagen bestehen. Elastische Fasern können in mehr oder weniger großer Zahl hinzukommen.

Eine weiter unterschiedene Art des Bindegewebes ist der Knorpel, dessen Zwischensubstanz homogen erscheint und relativ fest ist, sich aber durch Reagentien als wesentlich aus Fibrillen bestehend erkennen läßt und chemisch etwas von der Zwischensubstanz des eigentlichen Bindegewebes unterscheidet (Kollagen + Chondromucoid). Auch in dem Knorpel können in der Zwischensubstanz mehr oder weniger reichlich elastische Fasern liegen.

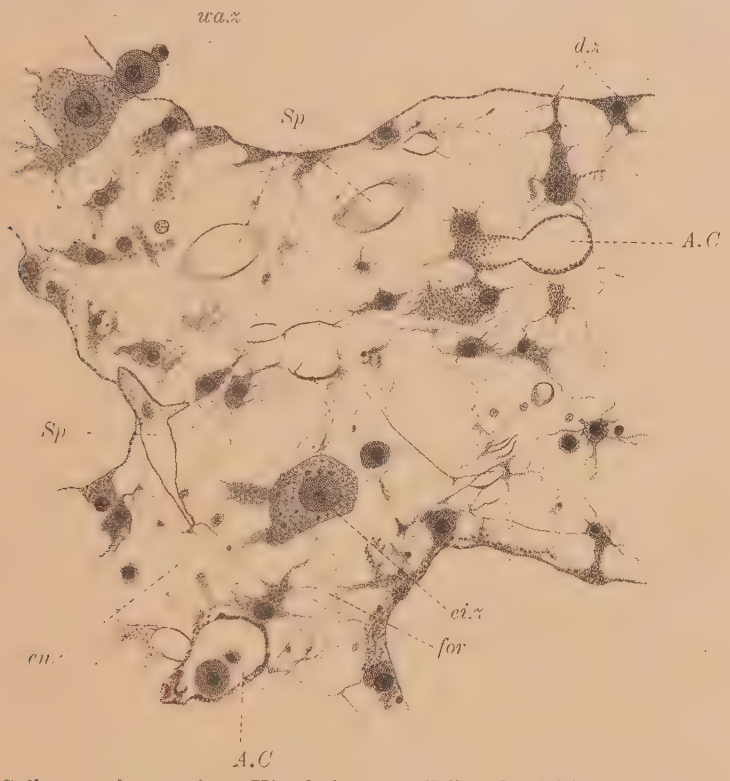


Fig. 184. Gallertgewebe von einem Kieselschwamm. Zellen, durch Plasmabrücken (*for*) zusammenhängend, durchziehen die gallertartige Zwischensubstanz (*en*). *ei.z* Eizelle. *wa.z* Wachstumszelle. *d.z* Deckzelle. *Sp* Spicula. *A.C* Kanäle. Nach H. C. Schneider.

Am festesten ist die Zwischensubstanz des Knochengewebes. Sie besteht ebenfalls wesentlich aus sehr dicht verbundenen feinen Fibrillen von Kollagen, welche in einer interfibrillären Substanz (Kittsubstanz, Grundsubstanz) liegen, in welche über 60% des Knochengewebes an anorganischen Substanzen, hauptsächlich aus Kalziumphosphat bestehend, eingelagert sind (siehe hierzu besonders v. Ebner's Arbeiten und Nowikoff 1909).

Zwischen allen erwähnten Arten von Bindegewebe gibt es morphologische und chemische Übergänge.

Ich werde die Literatur über dieses Gebiet selbstverständlich nicht vollständig angeben und verweise bezüglich älterer Literatur

vorzüglich auf Leydig (1885), van der Stricht (1887) und Studnička (1898b, S. 53).

Die Plasmabrücken sind am leichtesten in den Gallertgeweben zu sehen. In Fig. 184 ist das Gallertgewebe eines Kieselschwammes mit den Plasmabrücken abgebildet.

Fig. 185. Hornhautprotoplasten aus einem Flächenschnitte durch die Hornhaut des Kalbsauges. Nach Hertwig.

Studnička (1898b, S. 21) wies die Plasmabrücken sicher in dem Schleimgewebe der dorsalen Flossen von Petromyzon nach. Sehr genau untersucht hat

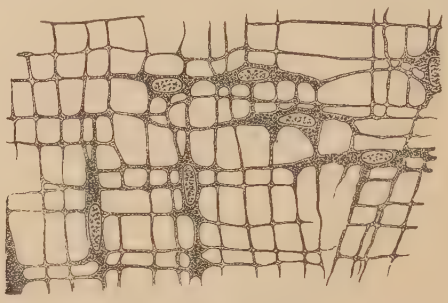


Fig. 187. Netzwerk der Hornhautzellen (Kaninchen). Nach His aus Kölliker-v. Ebner 1902. Vergr. 350fach.

auch Schuberg (1903, S. 233 u. 241) das Gallertgewebe der mittleren und äußeren Koriumlage des Axolotls. Sehr feine, durch wiederholte Verzweigung größerer Zytoplasmafortsätze zustande gekommene fadenförmige Plasmabrücken vermitteln die Verbindung benachbarter Zellen.

Fig. 187. Schnitt durch den Augenhöhlenknorpel von Loligo. Anastomosennetz der Plasmabrücken. Chromsäure 1 : 1000. Alkohol. Picrocarmin. Glyzerin. Van der Stricht 1887, Fig. 22. Auf die Hälfte verkleinert.

Für die Plasmabrücken faseriges Bindegewebe ist die Hornhaut der Säugetiere ein bekanntes Beispiel, in welcher die Verbindung der Zellen sicher nachgewiesen ist (Fig. 185 u. 186).

Besonders gut untersucht und leicht zu erkennen sind die Plasmabrücken des hyalinen Knorpels der Cephalopoden und der Selachier. Sehr klar ist das, was van der Stricht (1887, S. 64) darüber sagt. (Literatur über diesen Gegenstand findet man bei diesem Autor S. 18). Van der Stricht sagt:

„La Cartilage de Loligo, fixé par l'acide chromique à 1 pour 100, et conservé dans l'alcool, fournit de très beaux résultats, au point de vue des prolongements cellulaires. Il suffit de faire au rasoir de très minces coupes, de les colorer, de préférence par le picrocarmin, pour pouvoir suivre les irradiations du protoplasma, jusque dans ses plus fines ramifications (voyez pl. II, Fig. 22 — unsere Fig. 187). — On n'a donc pas, sous les yeux, la lumière d'un canalicule dans lequel le protoplasma s'avance pendant la vie, de duquel il se retracte après la mort. Ce sont de véritable prolongements, granuleux, brillants, compris dans un système canaliculaire,

reliant les cellules. FÜRBRINGER, parlant de ces prolongements, figure le système de canalicules, mais non les prolongements protoplasmiques y renfermés."

STRICHT hat also die Plasmabrücken hier zweifellos sicher nachgewiesen. FÜRBRINGER hat (1877, S. 457) die Kontinuität der Plasmabrücken nicht gesehen. Bei dem Selachier Spinax Acanthias fand er die Plasmabrücken weniger zahlreich und dabei dicker.

Auch STUDNIČKA konnte (1898, S. 22) in den Knorpelzellen einiger Selachier (Notidanus und Chimaera) verzweigt Zellen finden. In seltenen Fällen sind auch die Protoplasten der Zellen des hyalinen Knorpels der Säugetiere durch Plasmabrücken verbunden. So gibt HANSEN (1905, S. 780) für Gelenkknorpel aus der Fußwurzel des Kalbes anastomosierende verzweigte Zytoplasmafortsätze der Protoplasten an, und bildet sie in der hier (Fig. 188) wiedergegebenen Figur 22, Tafel 44 ab. Er sagt darüber:

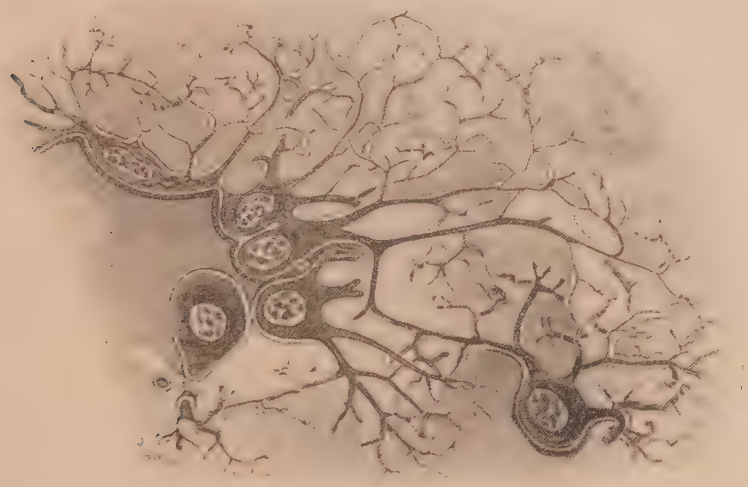


Fig. 188. Reich verästelte und anastomosierende Protoplasten aus dem Gelenkknorpel eines Kalbes. Nach HANSEN (1905, Fig. 22).

„Als ein gutes Beispiel empfehle ich z. B. Gelenkknorpel aus der Fußwurzel (Talus usw.) eines mittelgroßen Kalbes; man kann hier nicht nur in den Übergangsstellen zur Gelenkkapsel, sondern auch weiter nach innen an den Gelenkflächen (den mehr oberflächlichen Schichten) echten hyalinen Knorpel finden, der verästelte Zellen mit langen Ausläufern und Anastosomen im Gemisch mit unverästelten enthält (Fig. 22); in der Tiefe sind die Zellen bei jungen Tieren aber nicht verästelt. Nahe am Rande des Gelenkknorpels, jedoch noch immer in echtem, hyalinem Knorpel, entsenden die Zellen z. B. aus einer kernhaltigen mittleren Partie, die einer gewöhnlichen rundlichen oder länglichen Knorpelzelle ähnelt, eine größere oder geringere Anzahl gröberer und feinerer, oft reichlich stärker lichtbrechenden, als eine Art Kapsel differenzierten Schicht der Grundsubstanz umgeben ist (vgl. Fig. 22); in den Schichten ein wenig unter der Oberfläche bilden die Zellen häufig ein ganzes sternförmiges, anastomosierendes Netzwerk. Je näher wir der eigentlichen Gelenkkapsel kommen, um so mehr wird der Übergang der Grundsubstanz in das gewöhnliche fibrilläre Bindegewebe vorherrschend nnd erhalten die Zellen Formen wie in diesem."

Im typischen fertigen Knorpelgewebe der Säugetiere, bei welchen die rundlichen Protoplasten eine glatte Oberfläche besitzen und die Zwischensubstanz, welche die Protoplasten direkt umschließt, als „Kapsel" ausgebildet ist, hat man noch keine Plasma-

brücken nachgewiesen. Ich verweise auf die Arbeiten von Schaffer (1901), Retterer (1900), Hansen (1899), Studnička (1898 u. 1898a), van der Stricht (1887), Strasser (1879).

Da es mir von Interesse zu sein schien, zu entscheiden, ob es wirklich Bindegewebe gäbe, in dem die Zellen zytoplasmatisch völlig isoliert seien, habe ich die Frage nochmals an dem hyalinen Knorpel der Suprascapula des Frosches geprüft. Der Knorpel wurde zu dem Zwecke in sehr kleinen Stückchen mit mittlerer Flemminglösung und mit Sublimateisessig fixiert und nach Auswaschung und Härtung zu 2,5 bis 5 μ dicken Schnitten verarbeitet. Um das Reißen der dünnen Schnitte zu vermeiden, wurde die Schnittfläche des Paraffinblockes jeweilig mit Kollodium überzogen (nach Mark in Lee und Mayer, Grundzüge der mikroskopischen Technik, Berlin, 1910, S. 95), welches mit einem Gemische von 42 Volumen Äther und 6 Volumen Alkohol absol. wieder von den Schnitten entfernt wurde.

Für die Färbung gebrauchte ich eine, unter Benutzung der von Schuberg (1903) angegebenen Vorschrift, ausgearbeitete Methode der Tinktion, die ich als „Gram-Intensivfärbung" bezeichnen will. Die Schnitte wurden mit Gramviolett (Meyer, Praktikum der bot. Bakterienkunde, 1903, S. 151) ein bis mehrere Tage durchgefärbt, kurz abgespült, 5 bis 10 Minuten in 10proz. wässeriger Tanninlösung gebeizt, kurz ausgewaschen, dann 5 bis 10 Minuten in 1proz. wässerige Brechweinsteinlösung gebracht, darauf durch steigenden Alkohol in Xylol und Kanadabalsam übergeführt.

Die so gefärbten Präparate sind nur mit sehr intensivem Lichte zu benutzen. Ich gebrauche dazu eine Lampe, welche ich als „Nernstintensivlampe" bezeichnen will. Sie wurde aus meiner Mikroskopierlampe (Art. Meyer, erstes mikroskop. Praktik., 3. Aufl., 1915, S. 7) dadurch erhalten, daß an die Stelle von deren Auerbrenner eine zur Zeisz'schen Mikronernstlampe (Zeisz, Katalog Mikro 184, Nr. 13. 9120) gehöriger Leuchtstab eingesetzt wurde.

In diesem Nernstlichte erscheint die Zwischensubstanz des Gewebes hell rotviolett und, abgesehen von feinen Granulationen, homogen. Die Protoplasten sind mehr bläulich und ganz wesentlich dunkler gefärbt als die Zwischensubstanz, so daß vorhandene Plasmabrücken unbedingt hervortreten müßten. Von Plasmabrücken ist aber durchaus nichts zu sehen.

Danach scheinen mir hier die Einzelprotoplasten völlig selbständig zu sein, womit im Einklang steht, daß sich jeder Protoplast zu zeitlich unabhängig vom anderen in verschiedenartig aussehende Protoplastengruppen teilt.

Maurer (1915, S. 262) sagt: „Gerade beim Amphibienknorpel treten zuweilen Bilder auf, besonders bei altem, lange in schwachem Spiritus mazerierten Knorpel, an welchem feinste Fortsätze der Zelle die Grundsubstanz durchsetzen und die benachbarten Zellen verbinden. Diese Zusammenhänge bestehen also vielleicht doch verbreitet im hyalinen Knorpel." Ich habe von Protoplasten zu Protoplasten verlaufende dunkle Linien auch in meinen Präparaten nicht selten beobachtet, habe mich aber überzeugt, daß es sich dabei um mit Farbstoff gefüllte künstliche Risse und Fältchen handelt.

Daß im jugendlichen Knochengewebe die Protoplasten durch Plasmabrücken verbunden sind, ist lange bekannt, auch für die Verbindung der Protoplasten ausgebildeten Knochengewebes durch Plasmabrücken (vermutlich durch ebensoviele, wie Kanälchen vorhanden sind) haben wir Beweise. Die ältere Literatur findet man bei Retterer (1905). Retterer (1898, S. 360; 1898a) beobachtet bei jungen Knochen ein Netz von Plasmabrücken. Spuler (1898) sieht auch die jungen Knochenzellen mit den Osteoblasten durch Plasmabrücken zusammenhängen. Adele Hartmann (1910, S. 253 und 280) sagt: „Der Knochen (Unterkiefer der Embryonen des Schafes usw.) entwickelt sich direkt aus dem lockeren embryonalen Mesenchym, das die Grundlage alles Stützgewebes bildet. Dieses Mesenchym besteht vorwiegend aus ziemlich großen, weit verzweigten Zellen, die in einer Flüssigkeit verspannt sind." Die Zellen zeigen zahlreiche Ausläufer, die mit den benachbarten Zellen anastomosieren. Wie sich junges und altes Knochengewebe verhält, lehren uns gut die Angaben von Nowikoff (1909).

Fig. 189. Maus (neugeboren). Femur entkalkt. Sublimat, Boraxkarmin, Dreifarbenfärbung nach Malory. 1300fach vergr. Die Osteoblastenlage ist tangential getroffen. Nach Fig. 25 von Nowikoff (1909).

Er findet (S. 38) bei der Anlage des Knochens typische Osteoblasten, die miteinander durch feine Plasmabrücken verbunden sind, welche durch Interzellularräume hindurchziehen. Mit den Bindegewebszellen des Periosts sind sie ebenfalls durch Plasmabrücken verbunden. „Nach innen von den dicht aneinandergeordneten Bindegewebszellen des Periosts findet man hier und da (Fig. 24) einige freiliegende sternförmige Zellen, welche mit den Osteoblasten durch ein dichtes Ausläufernetz verbunden sind." „Abgesehen von den oben beschriebenen Zellverbindungen beobachtete ich in der Regel noch lange fadenförmige Ausläufer dieser sternförmigen Zellen (Fig. 24a), welche zwischen den Osteoblasten verlaufen und die Bindegewebszellen direkt mit der neugebildeten Knochensubstanz verbinden." „Auf einem Tangentialschnitte durch die Lage der Osteoblasten (Fig. 25 — unsere Fig. 189) erscheinen die letzteren (Ostb.) in Form von sternartig verästelten, miteinander zusammenhängenden Zellen und bieten eine große Ähnlichkeit mit Knochenkörperchen dar. Sie stehen jedoch viel näher aneinander, und die Dicke ihrer Ausläufer ist sehr verschieden." An einer von der Epiphyse etwas weiter entfernten Stelle der Diaphyse, wo die Knochenlage dicker ist, kann man auch das Eindringen der Osteoblasten in die Knochenmasse, d. h. ihre Umwandlung in Knochenzellen, verfolgen. Auf Fig. 26 (unsere Fig. 190) ist eine solche Stelle eines Längsschnittes abgebildet. Die Osteoblastenausläufer sind hier ganz deutlich (*Knl*), man sieht, wie sie die ganze Lage der neugebildeten Knochengrundsubstanz (*Grs*) bis zum Perichondrium (*Prch*) durchsetzen."

Nowikoff hat dann auch von den Protoplasten des völlig ausgebildeten Knochengewebes mit den sie verbindenden, völlig einheitlichen Plasmabrücken Abbildungen gegeben, welche zeigen, daß die Plasmabrücken durch die Kanälchen des Knochens glatt hindurchlaufen. Es sind das seine Fig. 36 und 38. Die letztere ist in unserer Fig. 191 wiedergegeben.

Auch im Dentin der Zähne sind die Protoplasten durch Plasmabrücken verbunden, welche das Kanälchensystem durchziehen und so auch die Odontoblasten der Pulpa mit den Protoplasten der „Interglobularräume“ verbinden. Die Plasmabrücken sind wohl teilweise hier als „Zahnfasern“ bezeichnet worden. Siehe Fritsch (1914, S. 310), Korff (1906), v. Ebner (1906).

Fig. 190. Maus (neugeboren). Femur entkalkt. Sublimat, Dahlia, Tannin, Brechweinstein (nach Schuberg). 1300fach vergr. Nach Fig. 26 von Nowikoff (1909).

Von den Bindegewebszellen habe ich die Zellen des Gallertgewebes, welches unter der Epidermis des Schwanzes der Larve von Alytes liegt, genauer untersucht. Im lebenden Zustand der Larve sind die Protoplasten und ihre Fortsätze, da sie stärker lichtbrechend sind als die Interzellularsubstanz, gut zu erkennen, doch läßt sich nur an einzelnen Stellen und nur schwierig erkennen, daß Fortsätze benachbarter Zellen in direkter Verbindung stehen.

Sicher kann man sich von dem Zusammenhang dieser Bindegewebszellen überzeugen, wenn man das Gewebe auf folgende Weise präpariert und untersucht. Man härtet das lebende Gewebe des Schwanzes mit Osmiumsäure 12 Stunden, wäscht das Material dann einige Male mit Wasser schnell ab, legt es in 60proz. Alkohol und setzt es der Sonne aus, bis es dunkelbraun ist. Man wechselt dann den Alkohol und setzt ihm etwas Glyzerin zu. Man beobachtet die Präparate in diesem Glyzerinalkohol oder in Glyzerin. In diesem Materiale erscheint der Protoplast der Zellen bräunlich, der Zellkern fast homogen, das Zytoplasma in der Nähe des Zellkernes körnig faserig; die Zwischensubstanz ist kaum gefärbt und die Membranfibrillen treten nur wenig hervor.

Die Protoplasten bieten, wenn man die Ränder des Schwanzes von der Fläche betrachtet, das in Fig. 192 dargestellte Bild.

Man erkennt deutlich, daß die zahlreichen sich verzweigenden Fortsätze, welche die Protoplasten nach allen Seiten hin aussenden (z. B. π), sich schließlich alle mit ihren feinsten Endigungen an die fädigen Fortsätze von Nachbarzellen ansetzen, so daß keiner frei

endigt. Schwieriger kann man erkennen, daß auch die Pigmentzellen durch feine, oft farblose Fortsätze mit den Bindegewebsprotoplasten zusammenhängen.

Die feinen Zweige des Zytoplasmas der Zellen verhalten sich also ganz ähnlich wie die Plasmabrücken von Volvox aureus, nur sind letztere nicht verzweigt und liegen alle in einer Ebene. Interessant ist es, daß auch die letzten Fortsätze der Bindegewebszellen, wie die Plasmabrücken von Volvox aureus, in einer 2 proz. Goldchloridlösung fast völlig homogen bleiben und gut gehärtet werden. Man läßt zwei bis drei Tage in Goldchloridnatrium liegen und beobachtet in wenig verdünntem Glyzerin.

Fig. 191. Mensch. Fibula entkalkt. Tangentialschnitt, mit Safranin gefärbt, in 35proz. Kalilauge erwärmt, in verdünntem Glyzerin eingeschlossen. Vier Knochenprotoplasten mit ihren Ausläufern. 1000fach vergr. Nach Fig. 38 von NOWIKOFF (1909). Auf $^3/_4$ verkleinert.

Wirft man einen lebendigen Schwanz in siedendes Wasser, so lösen sich die Epithelzellen ab, und die Bindegewebszellen werden freigelegt, so daß man sie in Wasser oder Glyzerin gut beobachten kann. Man sieht dann, daß der Protoplast mit Ausnahme der feinsten Ausläufer, relativ gut erhalten, aber durchweg körnig ist. Die Ausläufer der Zelle und ihre letzten Verbindungen sind in Körnchenreihen aufgelöst. Die Nervenfibrillen scheinen dagegen gut erhalten zu sein. Mit Safraninlösung oder Methylenblau kann man die Protoplasten färben. Pikrinhoffmannsblau färbt die Protoplasten gelb, die Interzellularsubstanz, vorzüglich die Fibrillen blau, wenn man richtig manipuliert.

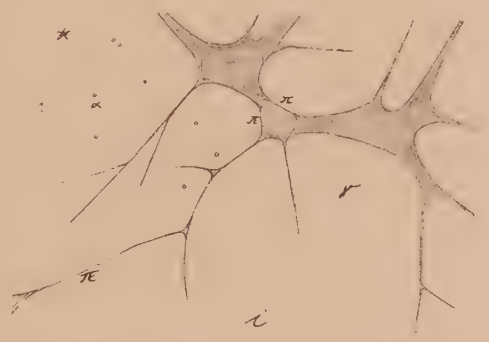


Fig. 192. Protoplasten des Bindegewebes aus dem Schwanze der Larve der Geburtshelferkröte (Alytes). γ Interzellularsubstanz, α ergastische Fibrillen der Interzellularsubstanz; π Plasmabrücken.

Gesättigte Pikrinsäurelösung härtet die Plasmabrücken gut, macht sie aber völlig körnig. Man beobachtet sie deutlich, wenn man die Pikrinsäurepräparate in 60 proz. Alkohol unter das Deckglas bringt.

Läßt man zu lebenden Gewebestückchen 3 proz. Essigsäure zufließen, so tritt der Zellkern deutlich hervor, das Zytoplasma aber wird blaß, und die Plasmabrücken werden völlig undeutlich.

Im allgemeinen läßt sich kein Unterschied zwischen den Verbindungsstellen zweier Ausläufer und der Substanz dickerer Stellen der Ausläufer erkennen, was dafür spricht, daß auch die feinsten Endigungen der verzweigten Zellen nur Zytoplasma sind, nicht besonders differenzierte Organe des Protoplasten vorstellen.

Fig. 193. Querschnitt durch den Saum des Schwanzes der Larve von Alytes. ε und δ die Epithelzellen, γ aus Fibrillen zusammengesetzte Haut, β Protoplast der Bindesubstanz, α Fibrillen der Interzellularsubstanz. Die anderen Zellen sind weggelassen.

Die Membran, welche von den Plasmafäden durchsetzt wird, ist, wie bei Volvox aureus, gallertartig und fibrillär. Die Fibrillen (α Fig. 193), welche ich oberflächlich untersucht habe, kann man schon sehen, wenn man dünne Stellen des Schwanzes des lebenden Tieres von der Fläche untersucht. Sie treten als starke lichtbrechende Punkte (α, Fig. 192) zwischen den Ausläufern der Protoplasten, in der Gallerte auf. Härtet man den Schwanz in Osmiumsäure, dann in 60proz. Alkohol, bettet in Seife ein, schneidet ihn, und legt man die Schnitte in 60proz. Alkohol auf den Objektträger, so kann man in den von Seife befreiten Präparaten leicht folgendes sehen. Zu äußerst liegen die beiden Schichten von Epithelzellen (ε und δ), dann folgt eine Haut, die aus gekreuzten Fibrillen besteht. An die Haut legen sich die Erzeuger der Fibrillen und ihrer Kittsubstanz, die Protoplasten (β) direkt an. Zwischen den beiden peripheren Häuten γ und γ' ist die Bindesubstanz gleichförmig. Sie besteht aus locker gelagerten Protoplasten und der dazwischen liegenden Gallerte, welche von die beide Häute γ und γ' direkt verbindenden Fibrillen (α) durchzogen ist. In der Figur sind die Protoplasten, die in der Gallerte liegen, nicht gezeichnet. Die Fibrillen (α und γ), der mit Osmiumsäure behandelten Interzellularsubstanz, lösen sich nicht in 10proz. Kalilauge und nicht in 3proz. Essigsäure, verquellen aber in beiden Reagentien mäßig stark.

Die glatten Muskelzellen.

Die vorliegenden Untersuchungen beziehen sich meist auf die glatten Muskelzellen der Wirbeltiere. Wir sehen von den wenigen Arbeiten über Evertebraten ab[1]).

Folgen wir Stöhr (1915) und Heidenhain (1900 und 1911), so können wir die Anschauung über den Bau des glattfaserigen Muskels folgendermaßen charakterisieren. Das glattfaserige Muskelgewebe der Wirbeltiere besteht in erster Linie aus 20 bis 1000 μ langen glatten Muskelzellen. Diese besitzen einen Protoplasten, in dessen Zytoplasma zahlreiche 0,75—1 μ dicke (Schultz 1895,

[1]) Siehe dazu Klecki (1891, S. 21), Studnička (1898b), Heidenhain (1900. S. 175).

S. 520), längsverlaufende Fibrillen (nach meiner Nomenklatur alloplasmatische Muskelfibrillen) in großer Anzahl liegen. Der einzige Zellkern liegt entweder in der Mitte der Zelle oder in der Peripherie des Protoplasten, also dann dem Fibrillenbündel seitlich an. Heidenhain nimmt dann nach Bildern, welche er bei Eisenhämatoxylinfärbung erhalten hat (1900, S. 160) an, daß die sich am längsten bei der Differenzierung dunkel erhaltende Peripherie des Protoplasten von längs verlaufenden Fibrillen durchzogen sei (Grenzfibrillen). In Fig. 190 sind diese „Grenzfibrillen" angedeutet.

Ich habe diese Grenzfibrillen, die übrigens auch Holmgren (1905) sieht, nicht beobachten können. Es handelt sich anscheinend um erweichte und deshalb stärker gefärbt bleibende Enden der durch Kontraktion des Zytoplasmas entstehenden Zytoplasmafäden, die auf Querschnitten manchmal so aussehen wie es Heidenhain schildert. Diese Zellen liegen sich oft zu mehreren dicht berührend, manchmal auch isoliert in Bindegewebe darin, oder sind, wie man auch sagen kann, mit Bindegewebszellen durchmischt. Dabei kann die Menge der Bindegewebszellen relativ klein oder groß (z. B. Speiseröhre der Schildkröte) sein. Wo sich mehrere Muskelzellen dicht berühren, sind sie durch, wie Stöhr (S. 78) sagt, „zarte, von kleinen Lücken durchbrochene Bindegewebshäutchen" getrennt.

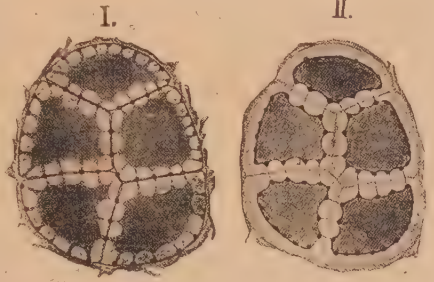


Fig. 194. Abbildung und Erklärung nach Heidenhain 1911, Fig. 522. Schrumpfungsbilder der glatten Muskelzelle im Querschnittsbilde. Schema zum Vergleiche der „Schrumpfung in der Haut" I und „Schrumpfung mit der Haut" II. Bei I besteht die „Zwischenmembran" aus einer Addition von Bindegewebe + Grenzschicht der Muskelzellen; bei II besteht sie nur aus der bindegewebigen Längsmembranelle. Bei I liegen die Grenzfibrillen an oder in der Zwischenmembran, bei II liegen sie auf dem retrahierten Zellkörper.

Heidenhain sagt von dieser Zwischensubstanz S. 521:

„Man unterscheidet röhrige Längsmembranellen, welche hülsenartig die Faserzellen einscheiden und Quermembranellen, welche mit den ersteren an den Berührungsstellen verschmelzen. — Sind die Interstitien auf ein Minimum beschränkt, so scheinen die Längsmembranellen den Nachbarzellen gemeinsam zu sein; werden hingegen die Interstitien ein wenig breiter, so sind die Längslamellen gespalten und zwischen ihnen kommen die Querlamellen zum Vorschein. — Die röhrigen Längsmembranellen entsprechen im übrigen genau den feinen membranösen Scheiden der Herzmuskelfasern —; sie enthalten nach Holmgren (1905, S. 292) in sich eingebettet querverlaufende, vielfach die einzelnen Faserzellen ringförmig umfassende, elastische Fäserchen (Fig. 282 — unsere Fig. 195), welche von mir schon andeutungsweise gesehen wurden (1900, S. 152)."

Die von Heidenhain erwähnten Quermembranellen, welche das Muskelgewebe durchkreuzen, sind nach ihm (1900, S. 155) als Produkte der Bindegewebszellen aufzufassen, welche zwischen das Muskelgewebe eingestreut sind. Wir sprechen, wenn wir diese Gebilde bezeichnen wollen, immer von Bindegewebe und bezeichnen damit die Protoplasten der Bindegewebszellen und ihrer wahrscheinlich ergastischen Produkte. Es ist dem Gesagten hinzuzufügen, daß

Heidenhain meint, es könne die Längsmembranelle hie und da auch fehlen. Er bildet (1900) in Fig. 18 eine solche Stelle des Muskelgewebes ab und spricht darüber S. 184.

Es ist dann ferner fraglich, ob die „röhrige Längslamelle“ also die Zwischensubstanz, eine Zellmembran der Muskelzelle oder ein Produkt der Bindegewebszellen ist. Auch Heidenhain läßt die Frage offen (1909, S. 1837). Nahe liegt es, sie für eine Ausscheidung der Muskelzelle, für eine Zellmembran zu halten, die doppelt, aber fest verbunden ist, wenn sie zwischen zwei Muskelzellen liegt, einfach, wenn sie von einer Muskelzelle ausgeschieden wurde. Freilich könnte sie ja auch von Bindegewebszellen erzeugt sein, die dann in der Jugend des Muskelzellengewebes eingedrungen sein müßten. Davon hat niemand etwas gesehen. Der Zusammenhang mit kernführendem Bindegewebe und das Verhalten zu Farbstoffen sowie die schwere Verdaulichkeit mit Trypsin (siehe Henneberg [1900]) können uns nichts über die Abstammung der Zellmembran verraten. Wir wollen, um uns leichter verständigen zu können, die zwischen zwei sich dicht berührenden Muskelzellen liegende Trennungsschicht immer als Membran bezeichnen.

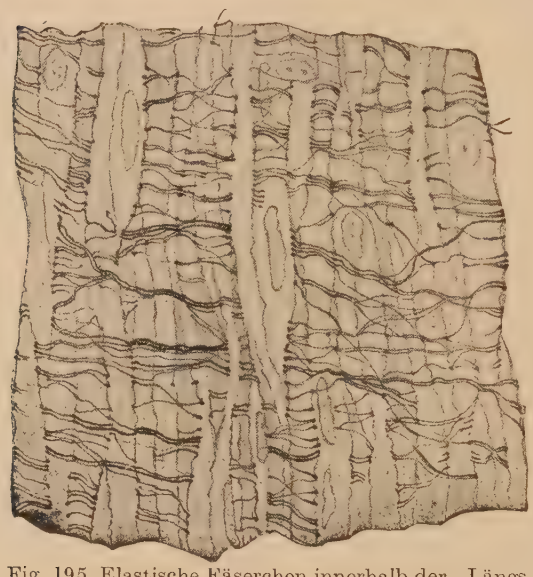


Fig. 195. Elastische Fäserchen innerhalb der „Längsmembranellen“ der glatten Muskulatur des Katzendarms. Nach Holmgren 1904, S. 292.

Die an die glatten Muskeln tretenden Nerven bilden ein Geflecht, aus dem marklose Nervenfaserbündel hervorgehen; letztere teilen sich wiederholt und bilden mehrfache Netze, aus denen endlich feinste Nervenfäserchen entspringen. Diese legen sich an die glatten Muskelfasern an und sind dort oft mit einer kleinen Verdickung versehen; wahrscheinlich besitzt jede Muskelfaser eine Nervenendigung. (Stöhr [1901, S. 185]; siehe auch Schultz [1895, S. 540]).

Halten wir daran fest, daß diese Darstellung des Aufbaues der Muskel wesentlich richtig ist, so müssen wir annehmen, daß die Lymphe führenden Interzellularräume, welche von Boheman (1895) im Katzendarm durch Injektion von Tusche usw. sicher nachgewiesen wurden, nicht zwischen den dicht zusammenliegenden Muskelzellen, sondern nur im Bindegewebe und neben den Muskelzellen liegen.

Die zwischen den Protoplasten der Muskelzellen liegenden Hohlräume, welche oft beobachtet wurden, müssen dann Kunst-

produkte sein. Sie werden als Wege für Lymphe betrachtet z. B. von Kultschitzky (1887—1888, S. 574). Heidenhain meint, daß sie infolge der Schrumpfung der Protoplasten in der in Fig. 194 dargestellten Weise entständen, wobei einmal der ganze Protoplast zurückgezogen werden könnte (Fig. II), das andere Mal (wie ich mich ausdrücken möchte) eine Portion Zytoplasma an der Membran hängen bleiben könnte.

Wenn Plasmabrücken vorhanden wären, so müßten in II die Plasmabrücken ausgezogen werden und zugleich eine Verlängerung durch ausgesponnene Zytoplasmafäden erhalten, während in I die Plasmabrücken intakt in den Poren der Membran stecken blieben, etwas Zytoplasma unausgezogen an der Zellwand haften bliebe und durch ein Fädchen ausgezogenes Zytoplasma mit der Hauptmasse des Zytoplasmas, in dem die Fibrillen liegen, verbunden blieben.

Über die Plasmabrücken der glatten Muskulatur ist schon viel gesagt worden. Ältere Literatur findet man bei Klecki (1891). Neuere Arbeiten stammen von Kultschitzky (1887—88), Barfurth (1891), Klecki (1891), Nicolas (1892), de Bruyne (1892), Werner (1894), Drasch 1894, de Bruyne (1895), Boheman (1895), Schultz (1895), Triepel 1897, Garnier 1897, Schaffer (1899), Hoche 1898, Lenhosék (1899), Henneberg (1900).

Heidenhain faßt 1911 (S. 521) das Resultat seiner Literaturstudien und Beobachtungen folgendermaßen zusammen:

„Was nun die protoplasmatischen Querverbindungen der glatten Muskelzellen anlangt, so wurden dieselben seit den Arbeiten von Kultschitzky (1888) und Barfurth (1891) von vielen Forschern besprochen (Klecki 1891, de Bruyne 1892; Werner 1894, Schultz und Boheman 1895, Triepel 1897) und ihre Existenz schien sichergestellt zu sein; allein in einer zweiten Periode der literarischen Entwicklung (Drasch 1894, Garnier 1897, Schaffer 1899, v. Lenhosék 1899, Henneberg 1900) ergab sich, daß die Angaben der vorher genannten Autoren in den allermeisten Fällen auf Schrumpfungsbilder und auf die eigentümlichen Quermembranzellen des interstitiellen Bindegewebes sich beziehen. Jedenfalls sind bis auf die heutige Zeit sichere Angaben über protoplasmatische Querbrücken n i c h t bekannt geworden."

Er fügt dann hinzu: „Die Bilder, um welche es sich bei dieser eingehenden Diskussion seinerzeit handelte, sind die folgenden. Auf Querschnitten sieht man sehr häufig jede einzelne Zelle, umgeben von einem Kranze feinster protoplasmatischer Stachelchen, welche radiär gestellt sind und mit denen der Nachbarzellen zusammenzuhängen scheinen. Diese Formen entstehen indessen, wie allseitig zugegeben wird, ausschließlich durch Retraktion der Zellenleiber und zwar nicht immer auf die nämliche, sondern, wie es scheint, in verschiedenen Fällen auf verschiedene Weise. Es läßt sich nämlich (vgl. das Schema Fig. 283 bei II — unsere Fig. 194 II) eine Schrumpfung des ganzen Zellquerschnittes m i t s a m t seiner verdickten Oberflächenschicht und eine Schrumpfung des Zellenleibes innerhalb dieser Grenzschicht unterscheiden. In letzterem Falle haben wir eine Abhebung des Zellkörpers von einer sarkolemmartigen Umhüllung, also ein reines Artefakt; warum hingegen im ersteren Falle, wenn die Zellenleiber als ein ganzes durch Schrumpfung auseinandertreten, sie gelegentlich mit Ausziehungen aneinander hängen bleiben, ist nicht recht erklärlich. Hier allein haben wir einen schwachen Hinweis darauf, daß vielleicht dennoch eine intimere Verbindung in der Querrichtung besteht (s. jedoch Grützner 1904, S. 81)."

Es wird am einfachsten und belehrendsten sein, wenn wir für ein einziges Objekt, welches vielfach zur Prüfung der Frage nach der Natur der Plasmabrücken gedient hat, die Literatur kritisch

verfolgen und das Objekt dann selbst einer Untersuchung unterwerfen. Wir wählen die Muskelzellen des Katzendarms.

Bis zu KULTSCHITZKY (1887—1888) hatten zahlreiche Forscher eine zwischen den Muskelzellen liegende Zwischensubstanz beschrieben, aber keine Plasmabrücken gesehen. KULTSCHITZKY leugnet die Existenz einer Zwischensubstanz, meinte vielmehr die Muskelzellen seien nur durch Interzellularräume getrennt, durch welche Plasmabrücken zögen. Seine Abbildung der Muskelzellen des Hundes schienen diese Verhältnisse klar zu bestätigen. An diese Untersuchung schließt sich die Besprechung BARFURTHS an.

BARFURTH (1891)[1]) findet die Zellbrücken im Duodenum, Dickdarm und Dünndarm der Katze usw. Er injiziert Darmstücke unter mäßigem Druck mit der Chromessigsäure nach FLEMMING, mit $^1/_6$proz. Chromsäure oder Palladiumchlorür.“ Die Färbung geschieht am besten mit Boraxkarmin allein. — Eosin, Vesuvin usw färben die Kittsubstanz so stark, daß man von den Zellbrücken nur in besonders günstigen Fällen etwas sieht.“ „Die Muskelfasern erscheinen auf Querschnitten als polygonale, runde oder ovale, dunklere oder hellere Felder, zwischen denen überall geringe Abstände, Interzellularräume, auftreten. Diese Zwischenräume werden überbrückt durch schmale, niedrige Fortsätze der Muskelsubstanz, welche die Muskelfasern miteinander verbinden. Nach meiner Ansicht bestehen sie aus niedrigen Leisten —.“ In Fig. 4 bildet BARFURTH einen Querschnitt durch das mit Boraxkarmin gefärbte Muskelgewebe aus dem Dünndarme einer erwachsenen Katze ab, in dem die Plasmabrücken glatt durch homogene, schmale, helle Zwischenräume quer hindurchlaufen. Eine Zellmembran ist also in diesem Bilde nicht zu sehen. BARFURTH beobachtete, wie wir sahen, „Kittsubstanz“, meint aber zu finden, daß da, wo eine Zellmembran entwickelt ist, die Plasmabrücken fehlen und umgekehrt. Wo die nach seiner Meinung leistenförmigen Plasmabrücken entwickelt sind, glaubt er (S. 45), daß diese, wie der ganze Protoplast, auf der Oberseite von einer dünnen Kittsubstanzschicht überzogen seien.

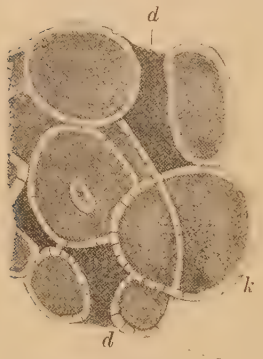


Fig. 196. Querschnitt durch die Ringmuskulatur des kontrahierten Colons der Katze. *k* Kittsubstanz, *d* dunkel gefärbte Zellen. Nach KLECKI (1891, Fig. 5a).

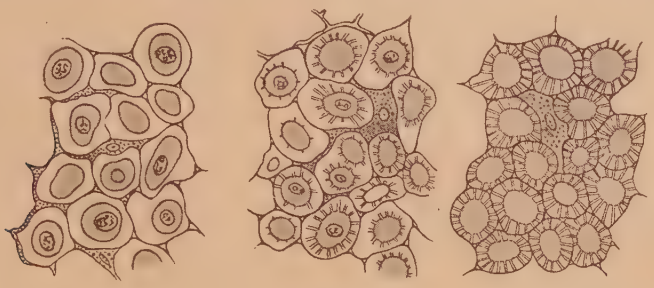
KLECKI (1891) untersuchte unter der Leitung BARFURTH's „das Verhalten der Zellbrücken und der dazwischen befindlichen Räume in der Muskelhaut des Verdauungskanals bei Katzen, deren Darmlymphgefäßsystem verschieden stark gefüllt ist“. Er fand, „daß eine gewisse Progressivität in dem deutlichen Auftreten der Zellbrücken in den verschiedenen Darmabschnitten annähernd parallel der Füllung der makroskopisch sichtbaren Lymphgefäße besteht“. Er fand auch, daß in den kontrahierten Darmstücken die Plasmabrücken deutlich zu sehen waren, während in den ausgedehnten Stücken „die Muskelzellen dicht aneinandergedrängt und die Muskelleisten nur schwach entwickelt waren“. Uns interessiert besonders noch folgende Angabe: „Ferner ist anzuführen, daß bei der hungernden Katze b, bei welcher die Kittsubstanz eine sehr dicke Schicht zwischen den Muskelfasern des Colons bildet, die Zellbrücken ganz deutlich zu sehen sind; letztere unterbrechen die Kittsubstanz von Strecke zu Strecke und verbinden die benachbarten Zellen untereinander.“ In Fig. 5a (unsere Fig. 196) bildet er die Membran der Zellen ziemlich dick und durchzogen von strichförmigen Plasmabrücken ab. Er stellt sich mit BARFUTHR die Plasmabrücken leistenförmig vor. Fixiert hat er mit $^1/_6$proz. Chromsäure, gefärbt mit Boraxkarmin.

NICOLAS (1892) fand die Plasmabrücken im Darme der Katze auch und meint, wie BARFURTH, sie seien Leisten.

DE BRUYNE (1892) findet die Plasmabrücken nicht bei Fischen, Amphibien und Vögeln, wohl aber bei Menschen, Hunden usw. und auch bei der Katze. Er findet,

[1]) Der Vortrag von BARFURTH (1891) bietet nichts Neues.

daß die Plasmabrücken höckerige Hervorragungen, nicht Leisten, sind. Auch da, wo Plasmabrücken vorkommen, findet sich in der Muskulatur Bindegewebe, welches ein Maschenwerk um die einzelnen Muskelzellen bildet, das in eine hyaline Kittsubstanz eingelagert ist. 1895 hebt DE BRUYNE seine Resultate nochmals hervor und betont besonders, daß die von BOHEMAN, wie wir nachher sehen werden, zur Erklärung der Zwischenlinien (unserer Zellmembran) angenommenen abgeflachten Enden der Muskelzellen nicht bestehen, daß sie Bindegewebszüge sind, und daß manche Plasmabrücke BOHEMAN's Bindegewebsfibrillen gewesen sein könnten (S. 563). Er betont auch, daß er die „Kittsubstanz" für Lymphplasma halte. Die Fig. 3 (unsere Fig. 197) und deren Beschreibung entspricht seinen Ansichten.



a *b* *c*

Fig. 197. „Halbschematische Abbildung der Koexistenz von Muskelbrücken und Bindegewebnetz im Darm der Katze. Regressive Bildung der Brücken." (Nach DE BRUYNE 1895, S., 564 Fig. 3.)

„a) région ou les fibres ne possède aucune trace de ponts; en b) des aspérités apparaissent et augmentent assez régulièrement au fur et à mesure qu'on approche de la région ou la plupart des ponts sont complets."

WERNER (1894) will untersuchen, „ob die protoplasmatischen Verbindungen allein den Zusammenhang der Muskelelemente besorgen oder ob und inwieweit andere Gebilde dabei beteiligt sind." Er fixiert 8—12 Stunden mit FLEMMING's Chromessigsäure und färbt mit Boraxkarmin oder HEIDENHAIN'schem Hämatoxylin, auch nach GOLGIS Silbermethode.

Von der Katze sagt er (S. 29): „Katze, 18 Stunden alt. Im Oesophagus finden sich reichliche Zellbrücken. — Die Muskelzellen der Darmmuskulatur zeigen deutliche Zellbrücken, welche stellenweise sogar ungewöhnlich hoch und schmal sind."

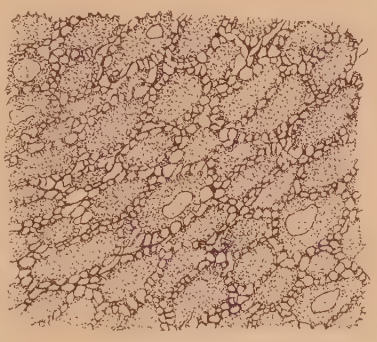


Fig. 198. Querschnitt der Muscularis des Darmes der Katze. Nach Fig. 1 von BOHEMAN 1895).

Er bildet in Fig. 3 einen Querschnitt durch die Muskulatur des Dünndarms der Katze und in Fig. 4 einen Längsschnitt durch das durch Dehnung zerrissene Muskelzellengewebe des Duodenums der Katze ab, in welchem die leeren Stellen der Muskelzelle die schlauchförmige dünne Membran gut erkennen lassen. Er findet viel Bindegewebezellen und deren Ausläufer in der Muskulatur. In der Zellmembran der Muskelzelle will er Durchtrittstellen der Plasmabrücken gesehen haben. Er sagt von dem Maschenwerk der Zellmembranen zwischen den Zellen (S. 43): „Die Linien sind nicht gleichmäßig, sondern zeigen in regelmäßigen Abständen Unterbrechungen, welche als Durchtrittstellen der Zellbrücken zu deuten sind und das negative Bild derselben darstellen." Da er sich die Zellbrücken mit seinem Lehrer BARFURHT als Längsleisten vorstellt, so müßten nach ihm diese Lücken Längsspalten in der Membran entsprechen."

BOHEMAN (1895) fixiert den Darm der Katze in Sublimatlösung oder FLEMMINGS Lösung und färbt die Schnitte gewöhnlich

mit saurem Rubin. Er findet zwischen den Muskelzellen stets leere Spalträume, die er (wohl nur teilweise?) von den Lymphgefäßen aus mit Tusche usw. injizieren kann.

„Die Muskelzellen sind überall durch Zwischenräume getrennt, die von einer Menge feiner Protoplasmabrücken durchsetzt werden, welche sich zwischen den Zellen ausspannen, sie in derselben Weise miteinander verbindend, wie die Stacheln der Epithelzellen —". Seine Fig. 1 (unsere Fig. 198) widerspricht dieser Beschreibung, da in dieser zwischen den Muskelzellen meist Netze von Brücken zu liegen scheinen.

Er erklärt diese Erscheinung in folgender Weise:

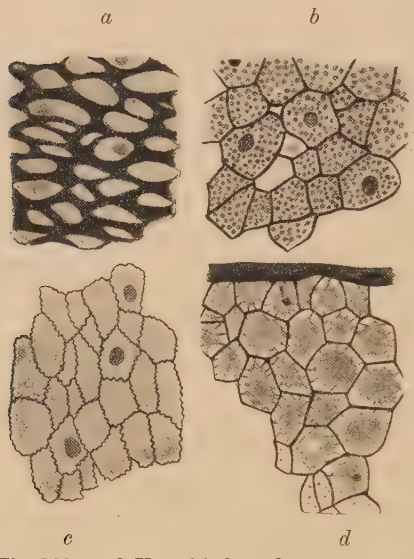


Fig. 199 *a*—*d*. Verschiedene Querschnittspartien aus der Ringfaserschicht des Katzendarms. Fixierung in ges. Sublimatlösung. Färbung *a*, *b*, *c* mittelst Pikrokarmin, *d* mit Pikrokarmin nach Vorfärbung mit Hämalaun. Vergr. 700fach. Nach Jos. Schaffer 1899, Fig. 18—21. Auf ½ verkleinert.

„Bereits im obigen wurde erwähnt, daß man oft die Muskelzellen an ihren Enden in dünne platte Lamellen fortsetzen sieht, welche sich zwischen die anderen Zellen hineinschieben, wodurch dort die eigentümlichen „Zwischenlamellen" entstehen, mit welchen die Protoplasmaausläufer der anstoßenden Zellen zusammenhängen." Boheman findet seine Brücken auch überall, wo er Objekte nachuntersucht, bei welchen Barfurth keine Plasmabrücken fand.

Lenhoséк (1899, S. 335) sagt:

„Die glatten Muskelzellen des Dünndarms der Katze zeichnen sich durch ansehnliche Dimensionen aus. Ihre Länge beträgt (an Isolationspräparaten bestimmt) 350—550 μ, ihre Breite in der Mitte, wo sie am dicksten sind, bis 12 μ. Auf dem Querschnitte erscheinen sie von eckiger, oft leicht abgeplatteter Gestalt. Stets fand ich ihre Ränder glatt und gradlinig; von Stacheln, „Interzellularbrücken" und dergleichen habe ich ebensowenig jemals eine Spur entdecken können wie Schaffer (1899, S. 236) an den von ihm untersuchten glatten Muskelzellen. Es ist auch nicht recht denkbar, wie solche Interzellularbrücken vorhanden sein könnten, da die Zellen niemals direkt miteinander in Berührung stehen, sondern an allen Stellen durch eine zarte strukturlose Membran gegeneinander abgegrenzt sind, die ich mit de Bruyne (1892), Triepel (1897), Garnier (1897), Hoehl (1898) und Schaffer für bindegewebig halte." Eine Abbildung, die für uns Interesse haben könnte, gibt er nicht.

Schaffer (1899) machte Untersuchungen über die glatten Muskelzellen an Nabelstranggefäßen und an der glatten Darmmuskulatur verschiedener Tiere, auch der Katze.

Die Beobachtung von Zupf- und Isolierpräparaten, die lebend in physiologischer Lösung untersucht wurden, ergab, daß jede Muskelzelle von einer „Art membranartiger Hülle" (S. 223) eingeschlossen ist. Die Konturen derselben sind in normalem Zustande völlig glatt. Treten Schrumpfungs- und Kontraktionserscheinungen der Muskelzellen ein, so kann sich die Membran in Falten legen. Es zeigen sich dann an ihr wellige Konturlinien, Höcker und Spitzen, die leicht Plasmabrücken vortäuschen können. Die Färbung der Schnitte geschah mit Pikrofuchsin, Pikrorubin und Pikronigrosin. Schaffer sieht an Querschnitten oft dicke Membranen zwischen den Protoplasten der Muskelzellen (Fig. 195a). Da dies Membran dieselbe rote Färbung zeigte wie die bindegewebige Submukosa, so schreibt ihr Schaffer bindegewebige Natur zu. Es ist dieses Argument selbstverständlich nicht bindend, denn es können

von sehr verschiedenen Zellarten ausgeschiedene ergastische Membranen aus annähernd gleichen Stoffen aufgebaut und noch öfter gleichartig färbbar sein. Die an die Submucosa angrenzenden Muskelzellen sind von stärkeren Membranen eingeschlossen (Fig. 199a); in tieferen Lagen gegen die Längsmuskelschicht hin werden die Membranen dünner (Fig. 199 *b*, *c* und *d*). In Fig. *c* sind die zarten Membranen wellen- oder zickzackförmig; nach SCHAFFER könnte es den Eindruck machen, als seien hier die Faserquerschnitte durch Interzellularbrücken verbunden. Er kommt jedoch zu dem Schluß, daß diese „Zähnelung der Oberfläche einer in Längsfalten gelegten Hülle, beziehungsweise einer kannelierten Oberfläche der Faser entspricht (S. 251)". In Fig. 199 *d* haben sich nach SCHAFFER die Protoplasten der Muskelzellen durch Schrumpfung so von den Membranen abgehoben, daß nur noch zackenförmig Fortsätze ringsum mit der Membran in Verbindung blieben. Die Zacken zweier benachbarter Zellen sind durch die Membran getrennt, „träte diese Linie nicht durch Färbung deutlich hervor, so hätte man das täuschende Bild von Querschnitten vor sich, die durch Interzellularbrücken verbunden sind (S. 252)."

HENNEBERG (1900) verdaute Schnitte des Darms verschiedener Tiere mit Trypsin und färbte mit Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN. Er fand die Zellmembran überall durchlöchert und sagt von den von der Katze erhaltenen Präparaten S. 310:

„Ein ganz eigenartiges Bild boten die Membranen in der Duodenalmuskulatur einer Katze dar. Auf den ersten Blick erschienen dieselben gleichmäßig fein granuliert. Bei genauerer Untersuchung zeigte sich, daß größere Löcher hier vollkommen fehlen, daß vielmehr alle Löcher sehr klein und von gleicher Größe waren. Da sie genau in Längsreihen geordnet sind, so entsteht eine gradlinige Längsstreifung. Mit der geringeren Größe der Löcher hängt zusammen, daß die Längsstreifen enger liegen und daher mehr von denselben — bis 9 — auf einer Membran liegen können als bei anderen Objekten. Im Gegensatz zu diesem Befunde zeigten sich im mittleren Teile des Dünndarms einer anderen Katze Membranen mit größeren unregelmäßig gestellten Löchern und zwar besonders in den inneren Schichten der Ringmuskulatur. Im übrigen war jedoch auch hier die Längsstreifung nachweisbar."

Betreffs der Plasmabrücken schließt er sich der Anschauung SCHAFFER's, VOLPIOS und v. LENNHOSSÉK's an, daß die Zellfortsätze nicht die Bedeutung von Interzellularbrücken haben können.

HOLMGREN (1905) stellt in Fig. 5 einen Längsschnitt durch die glatte Muskulatur des Katzendarms, die durch WEIGERTS Elastinfärbung fixiert worden war, dar. Er sagt davon:

„Die quer angeordneten zwischenzelligen Fäden, die in den Membranellen eingebettet liegen, treten als ein elastisches Gewebe sehr schön hervor." Er steht auf dem Standpunkte, daß Plasmabrücken nicht vorhanden sind (S. 291).

Wenn ich die in den Referaten über die Arbeiten, welche die Muskelzellen der Katze behandeln, mitgeteilten Tatsachen kritisch bewerte und meine eigenen Beobachtungen in Betracht ziehe, so ergibt sich folgendes Bild.

Es scheint bewiesen, daß zwei sich direkt berührende Muskelzellen durch eine dickere oder dünnere Membran getrennt sind. Diese ist anscheinend in der mittleren Partie unter Umständen spaltbar, da in Zupfpräparaten Einzelzellen mit Hüllen erlangt werden können (SCHAFFER 1899). Nach den Angaben von HOLMGREN (1905) scheint es, als ob sie quer verlaufende Fibrillen enthielten, doch wäre es möglich, daß HOLMGREN auch feine Querfalten, die man in der Aufsicht von Längsschnitten durch die Muskulatur oft dunkler gefärbt sehen kann, auch als Fibrillen gedeutet hätte. Die Membran legt sich tatsächlich sehr oft in Quer- und Längsfalten (SCHAFFER 1899). Nach den Angaben von HENNEBERG, die ich nicht nachprüfte, ist die Membran von feinen, in

Längsreihen stehenden Löchern durchbohrt, durch die ja vielleicht Plasmabrücken hindurchziehen könnten. Gesehen ist aber von solchen Plasmabrücken bisher sicher nichts. Auch ich habe sie nicht nachzuweisen vermocht. Die Zeichnung von Klecki (1891, unsere Fig. 196) ist sicher unrichtig, da man nach dessen Färbemethode das Plasma nicht intensiv genug färben kann. Klecki hat wahrscheinlich Zellen mit kontrahierten Protoplasten falsch aufgefaßt.

c. Allgemeines über die Plasmabrücken der Tiere.

Vorkommen der Plasmabrücken bei den Tieren.

Aus dem Vorhergehenden ergibt sich, daß die Plasmabrücken bei den höheren Tieren sicher für die fertigen Epithelien und Bindegewebe nachgewiesen sind.

Nun ist es ferner zweifellos, daß auch Gewebe verschiedener Art, überhaupt ungleichartige Zellen miteinander durch Plasmabrücken verbunden sein können.

Zu diesem Vorkommen gehört zuerst die Verbindung von Ei und Follikelepithelzellen durch Plasmabrücken. Zwischen diesen beiden Zellarten des Kaninchens sah schon Flemming 1882 Streifen, welche die Zona pellucida durchzogen, und er war schon geneigt, sie für Plasmabrücken zu halten. Auch auf Palatino (1887 und 1890) ist hinzuweisen. Retzius (1889, S. 10) bestätigte Flemmings Fund und sagte darüber: „Die radiären Streifen (Osmiumfixage und Fuchsinfärbung) stellen feine körnige Fäden dar, welche die heller erscheinende Zona in radiärer Richtung durchbohren, im allgemeinen aber etwas geschlängelt verlaufen. Sie gehen mit kleinem konischen Fuße von der Eioberfläche aus, sind hier und da ein wenig knotig angeschwollen, sind verschieden dick, stehen in ziemlich bestimmten Abständen, treten in das perizonale Fasernetz hinaus und lassen sich oft ganz sicher durch dasselbe hinaus verfolgen, indem sie, gerade oder etwas gebogen nach außen verlaufend, sich mit den Fortsätzen der Follikelzellen verbinden, d. h. in diese direkt übergehen. Man erkennt diesen Zusammenhang ganz sicher an den normalen Eiern."

Dann ist darauf hinzuweisen, daß auch die durch Teilung des Eies entstehenden embryonalen Zellen durch Plasmabrücken verbunden bleiben. Wenn auch die Annahme von Hammar (1896 und 1897), daß die Haut, welche die Oberfläche sich furchender Eier umgibt, eine „wahrscheinlich" ektoplasmatische Schicht sei und die zytoplasmatische Verbindung der Zellen besorge, unbewiesen und vermutlich unrichtig ist, so sprechen doch die Abbildungen, die Klaatsch (1898) von den Blastulazellen von Amphioxus gibt, dafür, daß die embryonalen Zellen durch Plasmabrücken verbunden bleiben.

Selbst in noch älteren Entwicklungsstadien höherer Tiere sind anscheinend die embryonalen Zellen alle noch durch Plasmabrücken verbunden. So sagt Studnička (1912, S. 34) über die Embryonen von Rana: „In dem Stadium vor dem Schlusse des Medullarrohres und den unmittelbar darauf folgenden Stadien, finde ich im Embryo

überall feine Zellbrücken oder Plasmodesmen, welche die Elemente der Keimblätter und deren Teile miteinander verbinden. Man findet solche zwischen den Endodermzellen und dem Ektoderm, zwischen letzterem und den Myotomen resp. dem Mesoderm überhaupt, zwischen und der Cerebrospinalröhre, zwischen den Myotomen und der Chorda dorsalis, zwischen dieser und der Cerebrospinalröhre usw.“ „Die Zellbrücken sind entweder fein fadenförmig seltener breit strangförmig; sie enthalten besonders im letzteren Falle hie und da Pigmentkörnchen, manchmal sogar Dotterkörperchen. Die Zellbrücken entspringen unmittelbar von dem Zellplasma der betreffenden Zellen und zwar meist von besonderen kegel- oder knopfförmigen Auswüchsen derselben.“

Plasmabrücken zwischen verschiedenartigen definitiv ausgebildeten Zellen sind ebenfalls mehrfach bekannt geworden. Sicher kommen Plasmabrücken zwischen Epithel- und Bindegewebszellen vor. Solche geben an: Billroth für die Froschzunge; Obersteiner, 1871, für die Harnblase; Leydig, 1885, für Epidermis + Bindegewebe der Salamanderlarve; F. und P. Sarasin, 1887, für Epidermis + Bindegewebe von Ichthyophis; Schuberg (1891, S. 176), für die Epithelzellen der Haftballen des Laubfrosches + Bindegewebszellen; Barfurth, 1897, für das Uterusepithel junger Ratten; Schuberg (1903, S. 245) für Epidermis + Bindegewebszellen des Axolotls.

Fig. 200. Querschnitt durch die Haut einer Larve von Ambylostoma mexicanum von 50 mm Länge. *ep* Epidermis, *c* Korium, welches nur Ausläufer von Bindegewebszellen enthält und von zarten Plasmabrücken durchsetzt ist, welche die Epidermiszellen mit den Bindegewebszellen des Koriumepithels *ce* verbinden. Fig. 3 aus Schuberg (1907). Vergr. 1000fach.

Besonders klar sind die Abbildungen und Angaben von Schuberg (1907, S. 565) und die späteren von Studnička (1909, S. 79) für Petromyzon.

Schuberg untersuchte ungefähr 5 cm lange Axolotl. In Fig. 200 sind die Plasmabrücken zwischen den Epidermiszellen (ep) und den Bindegewebszellen (ce) dieses Objektes dargestellt.

Zwischen den ektotermatischen Epithelzellen des Halses der Giftdrüsen der Tritonen und den die Giftdrüsen überlagernden glatten Muskelzellen fand Heidenhain (1893, S. 407) deutliche Plasmabrücken ausgebildet.

Anders sah Schuberg (1893) eine derartige Verbindung. Er sagt S. 47: „Ich habe mich nun an der Bauchhaut des Laubfrosches, wo glatte Muskeln sehr zahlreich vorhanden sind, davon überzeugen können, daß in der Tat die Muskelzellen mit ihren in feine Fasern zerteilten Enden direkt in die spitz nach unten in die Kutis eindringenden Fortsätzen der untersten Zellenlage übergehen.“ Ähnlich sollen auch die glatten Muskelfasern und die Bindegewebszellen verbunden sein. An der Zunge des Frosches sah er quergestreifte Muskelfasern und Bindegewebszellen in Verbindung treten. Er sagt: „Denn es läßt sich unschwer feststellen, daß namentlich die gegen die Zungenoberfläche vielfach zerteilten Ausläufer der quergestreiften Muskeln sich mit dem unter dem Epithel der Zunge ausgebreiteten Netze der Bindegewebszellen direkt in Verbindung setzen.“ Ebenso fand er dort quergestreifte Muskelfasern und Epithelzellen in Verbindung.

Nach dem Mitgeteilten ist es also für einige fertige Gewebe sicher nachgewiesen, daß sie Konzellien einkerniger Zellen sind. Ferner wissen wir für Epithelien und Bindegewebe sicher, daß sie zytoplasmatisch verbunden sind, weniger sicher für einige andere Gewebearten.

Die bekannten Tatsachen reichen durchaus nicht zu dem Schlusse aus, daß, wenn wir von den Leukozyten und roten Blutkörperchen absehen und die Nervenzellen berücksichtigen, der Körper der höheren Tiere ein völlig in sich geschlossenes Konzellium sei. Wie es damit steht, könnte nur eine so sorgfältige Untersuchung lehren, wie sie für die höhere Pflanze vorgenommen ist, deren Individuen sicher Konzellien aus ein- und eventuell auch mehrkernigen Zellen sind.

Die Annahme, daß das Tier ein geschlossenes Konzellium sei, ist aus verschiedenen, aber durchaus stets völlig unzureichenden Gründen mehrfach gemacht worden, so von Pfitzner (1882, S. 740), Sedwick (1886 und 1895) und von Pflüger (1889, S. 9). Hertwig sagt über diese Angelegenheit (1912, S. 491): „In der von Sachs gegebenen Fassung ist die Lehre von dem kontinuierlichen Zusammenhang aller Protoplasmateile eines vielzelligen Organismus ohne Frage nicht haltbar; sie ist den Tatsachen nicht entsprechend. Denn in sich abgeschlossene, isolierte Zellen gibt es gewiß bei Pflanzen sowohl als bei Tieren. Bei diesen sind die Lymphkörperchen, Blutzellen und manche Knorpelzellen, Muskelprimitivbündel usw. zu nennen. Von solchen Fällen abgesehen, sind allerdings Plasmaverbindungen zwischen benachbarten Zellen sehr häufig nachweisbar, und es ist wohl auch zu erwarten, daß die Nachweise derartiger Verbindungen sich noch erheblich mehren werden, je mehr man auf den wichtigen Gegenstand achtet und eigene Methoden zu dem Zwecke ausbildet.“

Gestalt der Plasmabrücken.

In manchen Fällen sind die Plasmabrücken der tierischen Zellen denen der Pflanzen recht ähnlich, die ja immer homogene zarte Fäden von Zytoplasma sind. Wir finden sie so sehr häufig bei den Epithelzellen, wo sie die Zellen verbinden, welche durch

eine ergastische Flüssigkeit getrennt sind. Die Abbildungen der Epithelzellen des Schwanzes der Larve der Geburtshelferkröte (Fig. 181) und die des Darmepithels von Salamandra (Fig. 182) dienen uns als Beispiele. Sie sind sehr dünne, fadenförmige, nur, da sie frei durch Flüssigkeit ziehen, mit kegelförmiger Basis vom Zytoplasma entspringend. Die Vermutung, daß kurze dünne Plasmabrücken bei den glatten Muskelzellen vorkämen, hat sich nicht bestätigt.

Mit langen, oft verzweigten Tüpfelfüllungen, welche durch zarte Plasmabrücken verbunden sind, wie sie sich bei dickwandigen Sklerenchymzellen der höheren Pflanzen häufig finden, sind die reich verzweigten Plasmabrücken vieler Bindegewebe zu vergleichen. Solche verzweigten Plasmabrücken finden sich in gallertartigem Bindegewebe sehr häufig. Gewöhnlich sind, wie wir es z. B. an der Abbildung der Bindegewebsprotoplasten aus dem Schwanze der Larve von Alytes (Fig. 192) sehen, die direkt vom Körper des Protoplasten entspringenden Plasmabrücken relativ dick, und ihre Zweige nehmen an Dicke mehr und mehr ab. Ähnlich verhalten sich die in Fig. 185 abgebildeten Protoplasten der Hornhaut des Kalbsauges, deren Plasmabrücken an ihren Enden durch zahlreiche Anastomosen netzartig verbunden erscheinen. Sehr kompliziert erscheint das Netz der Plasmabrücken in der Fig. 201 vom Mesenchymgewebe aus einer Extremität des Salamanders.

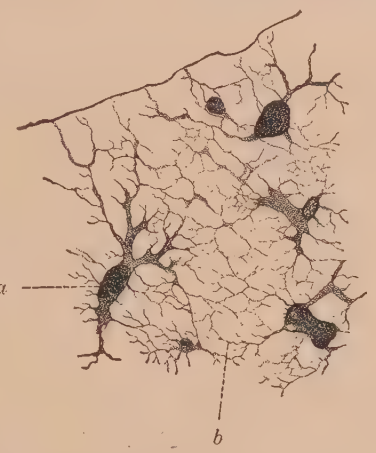


Fig. 201. Mesenchymgewebe aus einer Extremität vom Salamander. *a* Kern, *b* Plasmabrücken. Nach SCHNEIDER.

Wird die Zwischensubstanz fester, so bleiben die Plasmabrücken wieder einfacher und werden gleichmäßiger fadenförmig, ähnlich wie die Plasmabrücken, welche durch dicke pflanzliche Zellmembranen glatt hindurchlaufen. So finden wir z. B. teilweise die Plasmabrücken in dem Knochengewebe der Fibula des Menschen gestaltet (Fig. 191).

Schließlich müssen wir auch die dicken Plasmabrücken wie solche z. B. im retikulären Bindegewebe der Lymphdrüsen der Katze (Fig. 175) und anderen redikulären Bindegeweben, auch in „sternförmigen“ Epithelzellen wie den Epidermiszellen der Kappe der Stachelanlagen von Spinax niger (STUDNIČKA 1909b, S. 106 und Fig. 66) vorkommen, erwähnen.

Eine nur den tierischen Zellen eigene Art von Plasmabrücken sind diejenigen, welche wir mit STUDNIČKA als lamelläre bezeichnen wollen. Sie sind meist nur Entwicklungszustände der fadenförmigen, wie wir später bei der Besprechung der Entwicklungsgeschichte der Plasmabrücken genau sehen werden. Es tritt in der Grenzzone sich differenzierender Zellen eine Lage von annähernd gleichmäßig großen Zellsaftvakuolen auf, deren radial verlaufende Lamelle

als lamelläre Plasmabrücken bezeichnet werden können (Fig. 204). Manchmal scheint die Vakuolenlage (vielleicht nur vorübergehend) auch mehrfach sein zu können. Studnička (1909b) bildet in Fig. 76 eine junge Epidermiszelle von den Endphalangen der Extremität eines älteren Fötus von Bos taurus ab, bei der die Vakuolenschicht an einer Stelle mehrfach zu sein scheint. Selten bleiben die lamellären Plasmabrücken bei älteren Zellen erhalten. Studnička (1903, S. 540, Anmerkung 1) sagt: „Im Chordagewebe erhalten sich übrigens in der Mehrzahl der Fälle die Vakuolenschichten lebenslang, während im Epithelgewebe so etwas zur Ausnahme gehört.“ (Vgl. Studnička, über das Epithel aus der Mundhöhle von Chimära; Bibliog. anat. 1902).

Natur und Reaktionen der Plasmabrücken.

Über die Natur der tierischen Plasmabrücken sind sehr verschiedene Ansichten ausgesprochen worden. Folgen wir bei der Aufzählung derselben Rosenstadt (1910, S. 669). Er sagt: „Einige Autoren bezeichnen die Interzellularbrücken als Protoplasmafasern (unsere ergastischen Fibrillen), die mit einer Hülle versehen sind, die entweder von der Interfibrillarsubstanz (Ranvier [1882]) oder von der Zellmembran stammt (Ramon y Gajal [1886], Kromayer [1890]). Andere dagegen vermissen an den Brücken eine Scheide und bezeichnen sie entweder als Fortsetzung der Zellmembran (Manile Ide [1888, 1889]), oder des Protoplasmas selbst (Kölliker 1889, S. 191).“

Wir müssen festhalten, daß die Plasmabrücken stets Zytoplasma-Fäden oder Lamellen sind, die kontinuierlich von einer Zelle zur anderen verlaufen. Viele bestehen aus reinem homogenen Zytoplasma wie die Plasmabrücken der Pflanzen. Schuberg (1907, S. 597) sagt bei Besprechung der Plasmabrücken, die sich zwischen Epithel- und Bindegewebszellen von Proteus finden: „Ich habe schon bei den Untersuchungen am Axolotl den Eindruck gewonnen, daß die feinsten Verbindungen — und die meisten sind sehr fein — strukturlose Fäden sind, d. h. Fäden von Protoplasma, welche anscheinend keine Waben mehr enthalten.“ Ebenso verhalten sich nach meinen Untersuchungen die Plasmabrücken der Epithelzellen des Schwanzes der Larve von Alytes.

Gegen Reagentien verhielten sich die letzteren wie die Plasmabrücken von Volvox. Auch zeigte es sich beim Drücken der Zellen oder Behandlung mit Chloralhydrat, daß die Plasmabrücken zähflüssig sind. Wir sahen auch bei Untersuchung der Bindegewebszellen des Schwanzes der Larve von Alytes, daß die feinsten Verzweigungen des Plasmabrückensystems in jeder Beziehung genau so reagierten wie die dicken, sicher dem Zytoplasma zugehörenden Zweige und sich gegen Reagentien genau wie die Plasmabrücken von Volvox verhielten. Wir wissen auch, daß die Bindegewebszellen des Frosches zytoplasmatische Pseudopodien bilden können, die zu Plasmabrücken werden (Kühne 1864, S. 114).

Ergastische Einschlüsse der Plasmabrücken.

Die Plasmabrücken verhalten sich auch insofern wie anderes Zytoplasma, als sie in sich oder an sich ergastische Gebilde er-

zeugen können. Zu diesen gehören die ergastischen Fibrillen (Tonofibrillen nach Heidenhain, Plasmafasern nach Kromayer). Sie finden sich zuerst sehr häufig in Epithelzellen-Geweben. Dort durchziehen sie entweder das ganze Zytoplasma oder nur eine periphere Partie desselben. Nach der jetzt meist vertretenen Ansicht sollen sie auch durch die Plasmabrücken hindurchziehen. Heidenhain (1911, S. 959) sagt darüber: „Ferner hat sich als all-

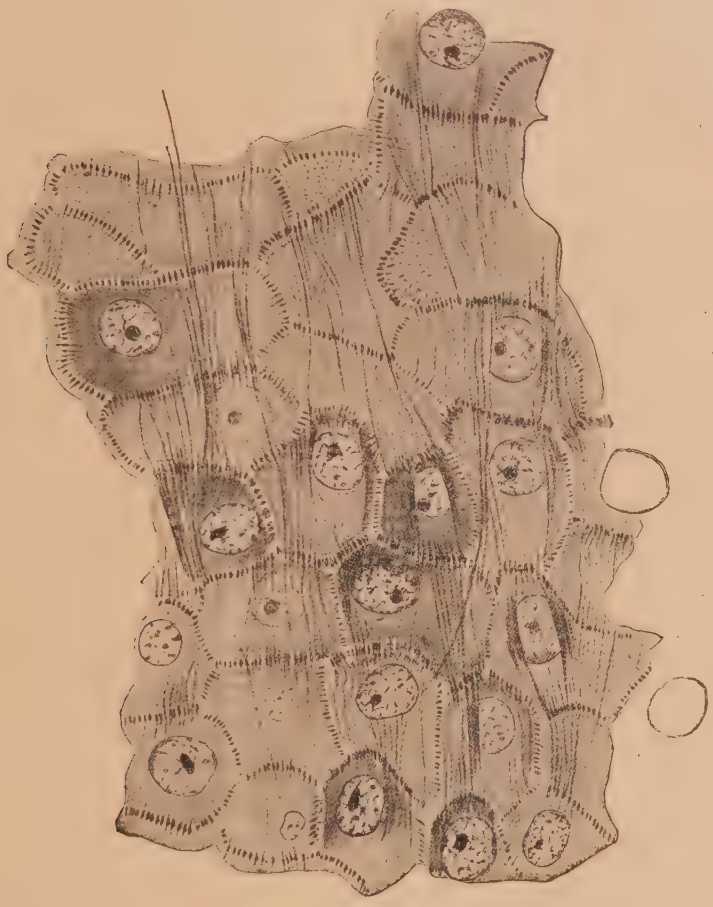


Fig. 202. Aus den Epithelzellen vom Kiefer der neugeborenen Katze. Sublimat, Eisenhämatoxylin. Die Epithelfaserung zieht vertikal von der Basis des Epithels in der Richtung auf die freie Oberfläche. Heidenhain (1911, S. 960, Fig. 578).

gemeines Resultat ergeben, daß die Fibrillen durch die Interzellularbrücken hindurchtreten, um auf die Nachbarzellen in gleicher Richtung überzugehen.“ Wie die Erscheinung aussieht, kann die Figur 202 lehren.

Die Beweise für die Ansicht über den Durchtritt jeder Fibrille durch die Substanz einer Plasmabrücke, welche sich in der Literatur finden, sind allerdings nicht gerade zwingend. Sehen wir uns die Literatur über die Fibrillen führenden Plasmabrücken der Epithelzellen an, so ist vielleicht folgendes herauszuheben:

E. Kromeyer (1892), welcher die Fibrillen der Epidermis der menschlichen Hand mit Methylviolett und Jodjodkalium (S. 143) färbte, sagt (S. 146): „Die Protoplasmafasern gehen beim Übergang von Zelle zu Zelle durch die bekannten Stacheln. Letztere werden jedoch noch von dem Zellmantel verstärkt, welcher wahrscheinlich die äußere Hülle der Stacheln bildet, in deren Zentrum die Protoplasmafasern liegen, wie ich das in meiner schon zitierten Habilitationsschrift auseinandergesetzt habe (Archiv für Dermatologie 1890)." Seine Abbildungen zeigen uns nichts weiter als die gefärbten ergastischen Fibrillen. Das Vorhandensein der Hülle um die Plasmabrücken schließt er (1890, S. 390) aus den Resultaten der Verdauungsversuche. Er sagt (Anmerkung 1): „Daß der Zellmantel Teil hat an den Verbindungsbrücken, geht aus meinen Verdauungsversuchen hervor. Die einzelnen Balken des Netzwerkes (Fig. 8a) müssen von den Membranen zweier Zellen und deren V e r b i n d u n g e n gebildet werden, da das Protoplasma und dessen Verbindungsfäden verdaut sind. Daß letztere aber auch Teil an der Bildung der Brücken haben, geht ans meinen weiteren Untersuchungen hervor." Den Beweis für die Teilnahme des Zytoplasmas an dem Aufbau der Plasmabrücke habe ich noch nicht gefunden.

Studnička (1902) bildet schematisch Epithelzellen der malpighischen Schicht der Epidermis ab und sagt davon (S. 3): „Die Protoplasmafasern gehen durch die sogenannten Interzellularbrücken (man nimmt an, daß sie auch da noch von einer Protoplasmahülle umgeben sind) kontinuierlich von der einen Zelle zur anderen. — Auch verlaufen meistens in einer Brücke mehrere Fasern."

Nuszbaum (1909, S. 289) sagt von den Epithelzellen der Oberhaut der Daumenschwielen von Rana fusca: „Es gelingt leicht, an gut gefärbten Präparaten zu verfolgen, wie die Fibrillen sich in die Interzellularbrücken fortsetzen und von beiden Seiten herankommend sich in einem Bizzozero'schen Knötchen vereinigen."

Studnička (1909, S. 102) sagt über die Epithelzellen der Selachier: „Die Zellbrücken enthalten entweder nur eine einzige Tonofibrille, oder, und zwar sehr oft, verlaufen in ihnen ganz dünne Fibrillenbündel, man kann dies, wo es nicht selbst deutlich ist, daraus schließen, daß sich die scheinbar einfachen Fibrillen, aus der Brücke kommend, plötzlich im Innern der Zelle in zwei oder mehrere Elementarfibrillen spalten, welche sich dann in verschiedene Teile der Zelle begeben. Trotz aller Bemühungen konnte ich mich nicht davon überzeugen, ob an der Oberfläche der Zellbrücken, welche an unseren Präparaten immer nur durch die Plasmafibrillen gebildet zu sein scheinen, auch gewöhnliches Plasma vorhanden ist. Ein Plasmamantel muß daher, wenn hier ein solcher überhaupt vorhanden ist, eine ganz minimale Dicke haben. (Es ist übrigens höchstwahrscheinlich, daß sichdie ganze Substanz der Brücke in Tonofibrillen umgewandelt hat.)"

Auch Rosenstadt (1910) kann irgendeine „Hülle" an der Epidermis der Wirbeltiere (z. B. Schweinsklaue, Fasern) nicht finden. Er sagt (S. 673): „Untersuchen wir jetzt die Brücken selbst, so läßt sich an ihnen absolut keine Hülle nachweisen. Und ich glaube auch nicht, daß eine solche von jemand direkt beobachtet worden ist. H. Rabl schließt sich Ramon y Cajal an, nicht etwa infolge direkter Beobachtung, sondern nur deshalb, weil er glaubt, daß man, falls die Brücken keinen Mantel hätten, in den Epidermiszellen selbst ebenso starke Fasern finden müßte, was aber nicht der Fall ist. Die Brücken sind aber durchaus nicht dicker als die Fasern innerhalb der Zelle. Ich habe eine große Anzahl von Präparaten von verschiedenen Objekten untersucht und fand ebenso wie Weidenreich (1900), daß die Brücken dasselbe Kaliber haben wie die Fasern innerhalb der Zelle. Es liegen auch sonst gar keine Anhaltspunkte vor, die die Annahme einer besonderen Hülle an den Brücken rechtfertigen würden." Er schließt daraus: „Brücken als besondere Bildungen existieren nicht; es sind das dieselben Fasern, die von Zelle zu Zelle verlaufen und in ihrem Verlauf die Interzellularräume passieren."

An diesen dünnen Plasmabrücken müßte der Versuch weiter gemacht werden, das Zytoplasma, welches die Fibrille umhüllt, sichtbar zu machen, aber es ist vorauszusehen, daß die Dicke der Zytoplasmaschicht so gering ist, daß sie leicht unter der Grenze der Sichtbarkeit liegen könnte. Vielleicht läßt sich zeigen, daß die freien Partien fibrillenführenden Plasmabrücken dünner erscheinen, wenn sie Knötchen besitzen, als die Brücken ohne Knötchen. Das würde nach meiner Meinung für das Vorhanden-

sein einer Zytoplasmahülle sprechen. Beweisend scheint mir aber das Verhalten dicker Plasmabrücken für das allgemeine Vorkommen einer Zytoplasmahülle bei fibrillenführenden Plasmabrücken zu sein.

Wenn man die Abbildungen betrachtet, welche Studnička (1909) von dickeren Plasmabrücken gibt, durch welche Fibrillen ziehen, so kann man kaum daran zweifeln, daß dort die Fibrillen alle durch Zytoplasma hindurchziehen. So sieht man in Fig. 39 im Bild der Epidermis der oberen Seite des Kopfes von einem Embryo von Spinax die dunkel gefärbten Fibrillen in einer heller grauen Masse liegen, die nichts weiter als homogenes Zytoplasma sein kann. Auch die metamorphosierten Epidermiszellen in Fig. 37 und die Besprechung derselben auf S. 48 und 49 gehören hierher. In Fig. 66 (Zellen aus der Flossenstachel-Schmelzpulpa eines älteren Embryos von Spinax niger) sind die sehr dicken Plasmabrücken des bindegewebsähnlich gewordenen Epithelgewebes von Fibrillen durchzogen. Lehrreich ist auch die Fig. 2 aus einer älteren Arbeit Studnička's (1902a), welche Epithel aus der Mundhöhle von Chimaera monstrosa (Fixierung Sublimat, Färbung Eisenhämatoxyin) darstellt. Wenn diese Deutung der Bilder richtig ist, wenn also dicke und mitteldicke und dünne Plasmabrücken Fibrillen im Zytoplasma führen, so liegt kein Grund vor, anzunehmen, daß die dünnsten fibrillenführenden Plasmabrücken plötzlich das Zytoplasma verlieren sollten.

Ergastische Ausscheidungen an den Plasmabrücken.

Die Plasmabrücken sind, wie wir gesehen haben, nur Fäden des zähflüssigen Zytoplasmas. Sie haben deshalb eine sehr geringe Festigkeit und können keinen festen Zusammenhang der Protoplasten des Gewebes bewirken. Bei den Bindegeweben wird der Zusammenhang der Zellen durch die Zwischensubstanzen bewirkt, die Plasmabrücken haben mit der Festigung gar nichts zu tun. Bei den Epithelien, zwischen deren Zellen eine leichtflüssige Lösung liegt, durch welche die Plasmabrücken hindurchziehen, werden die Zellen, sobald es sich um Erhöhung der Festigkeit der Gewebe handelt, durch die Fibrillen miteinander verbunden, welche deshalb durch die Brücken ziehen müssen, weil diese bestimmte Partien der Fibrillen erzeugen müssen. Es liegt nun noch eine zweite Möglichkeit zur Verstärkung des Zusammenhangs der Epithelzellen, zwischen denen Flüssigkeit liegt, vor, nämlich die, daß sich die Protoplasten mit einer ergastischen oder alloplasmatischen festeren Membran umgeben und daß diese auch zugleich auf der Oberfläche der Plasmabrücken ausgeschieden wird. Nach den in der Literatur vorliegenden Angaben scheint dieses in der Tat in einzelnen Fällen vorzukommen. Eine genauere Untersuchung der Frage wäre sehr erwünscht.

Die Knoten der Plasmabrücken.

Eine bisher noch nicht genügend geklärte Erscheinung, welche auf den ersten Blick mit den bei den höheren Pflanzen beobachteten Knöpfchen der Plasmabrücken Ähnlichkeit hat, obgleich sie wahrscheinlich anderen Momenten ihre Entstehung verdanken als diese, sind die Knoten der Plasmabrücken der Epithelzellen.

Wie schon unsere Fig. 182 (Darmepithel von Salamandra) zeigt, auch die Fig. 203 (Epidermis der Hand des Menschen), sind diese Knoten durchaus nicht an allen Objekten zu sehen und fehlen an einem Objekt manchmal, wo sie sich sonst oft finden.

Gesehen haben diese Knoten z. B. Bizzozero (1870), Lott (1871), Ranvier (1879), Elsberg (1880), Cajal (1886), Ide (1889), Reinke (1894), Cohn (1895), Garten (1895), Rabl (1897), Studnička (1897b, Fig. 28), Studnička (1909, Fig. 77, 35, 78), Nussbaum (1909, Fig. 2), Rosenstadt (1910, S. 666 und Taf. 27). Für Chordazellen bildet sie Studnička (1903b) in Fig. 7 ab.

Manche glaubten, die Knoten an besonders langen Brücken häufiger, oder nur an langen zu finden, so Cajal (1886) und Kolossow (1893), manche finden sie nur bei kurzen Brücken.

Kromayer fand die Knoten in größerer Anzahl bei mit Alkohol behandelten Objekten, als bei Formolpräp[illegible].

Nussbaum (1909, S. 279) sieht in bei Oedem gedehnten Plasmabrücken die Knötchen nicht, während sie an den Plasmabrücken normalen Gewebes vorhanden sind. Polverini hingegen (1904) fand die Knoten auch in ödematöser Haut mit gespannten Plasmabrücken.

Meist sind die Knoten in der Mitte der Plasmabrücken beobachtet worden, doch fand sie Kromayer (1897) bald in der Mitte, bald näher den Zelloberflächen.

Rosenstadt (1910, S. 677) findet die Knoten kugel- bis stäbchenförmig oft verschieden an benachbarten Plasmabrücken, manchmal nicht in der Mitte der Brücken, auch zwischen den Brücken oder abseits derselben (S. 678). Er meint, sie lägen den Plasmabrücken nur an.

Schridde (1906) sah, daß die runden Knöpfe an kurzen, die langspindeligen an langen Plasmabrücken vorkamen.

Die Ansichten über die Natur der Knoten sind sehr verschieden. Bizzozero (1870) faßt sie als Verlötungsstellen von zwei stacheligen Fortsätzen auf. Lott (1871) meint, sie entständen durch seitliches Aneinanderlegen der Stacheln. Ranvier (1879) und Nussbaum (1909, S. 297) meinen, sie seien elastische Gebilde zur Verlängerung der Plasmabrücken. Cajal (1886) hält sie für Stückchen der zerrissenen Zellmembranhülle der Plasmabrücke. Unna (1913) glaubt, die Protoplasten hätten je eine Membran, der Raum zwischen den Membranen sei von den Plasmabrücken durchzogen, welche sich in dem freien Raume intensiver färbten. Kromayer (1897) hält die Knoten für ein Kunstprodukt. Reinke (1894), Rabl (1897), Weidenreich (1900) vergleichen sie mit der pflanzlichen Zellplatte. Studnička (1903b, S. 422) nähert sich in seiner Anschauung Reinke. Rosenstadt (1910, S. 684) sagt: „Es existieren somit überhaupt keine Knötchen, das, was uns als solche an Schnitten entgegentrat, ist nichts anderes als im Schnitte getroffene Fasern.“ Er findet Fibrillen, welche die Interzellularräume längs durchziehen und die Plasmabrücken kreuzen und meint, daß diese Fibrillen, wenn sie quer durchschnitten werden, die Knoten vortäuschen.

Mir fällt auf, daß die Knoten nur bei solchen Zellen vorkommen zu können scheinen, welche Fibrillen führen[1]). Bei völlig fibrillenfreien Zellen scheinen sie sich nie zu finden.

Auch bei fibrillenführenden Zellen scheinen sie nur dort aufzutreten, wo die Plasmabrücken von Fibrillen durchzogen werden. In Fig. 203 ist diese Erscheinung zu sehen.

Ich halte es deshalb für wahrscheinlich, daß die Knoten aus dem die Fibrillen umgebenden Zytoplasma der Plasmabrücken entstehen, indem die flüssige Zytoplasmamasse beim Absterben der Zelle zu einem Tropfen zusammenfließt, der sich ungefähr in der Mitte der Plasmabrücke sammelt. Da das Zytoplasma zähflüssig ist, so sind die spindelförmigen Knoten als Vorstufen der Tropfenbildung leicht zu verstehen.

Ist meine Anschauung richtig, so müssen die Knoten an schnell und gut fixierten Plasmabrücken nicht auftreten, bei langsam absterbenden und dann fixierten Zellen zu finden sein. Sie werden

Fig. 203. Aus der Epidermis von der Hand des Menschen (in der Nähe eines Karzinoms). Nach M. Ide (1889, Fig. 12).

dann auch bei fibrillenfreien Zellen nicht zu finden sein, wenn nicht zufällig einmal ein Zustand des Tropfigwerdens einer fibrillenfreien Brücke fixiert würde.

Anscheinend hatte auch Studnička (1915) in den Interzellularstrukturen aus dem Chordagewebe von Belone acus ein Netz aus ergastischen Fibrillen vor sich, dessen radial gestellte Fasern von Zytoplasma überzogen sind, welches die Knotenbildung veranlaßt.

Die Entwicklung der Plasmabrücken.

Es ist sicher, daß bei den Tieren fadenförmige Plasmabrücken durch Verschmelzung von Zytoplasmafortsätzen entstehen können, welche benachbarte Zellen nacheinander hinsenden. So geschieht es bei den Konzellien, welche aus wandernden Zellen gebildet werden, die sich zu einer Gewebeart zusammenschließen, so z. B. bei der Mesenchymbildung der Larven von Strongylocentrotus (Fig. 179). Auch in älteren Geweben, deren Zwischensubstanz flüssig oder gallertartig ist, können sich Plasmabrücken zwischen den Zellen durch Ausstrecken und Verschmelzung

[1]) Auch die Chordazellen, bei denen die Knoten gesehen sind, führen Fibrillen (Studnička 1903b, S. 464).

von zwei verschiedenen Zellen angehörenden Zytoplasmafortsätzen ausbilden. So zeigte schon Kühne (1864, S. 114), daß die Bindegewebszellen des Frosches in Froschserum unter dem Deckglas Pseudopodien ausstrecken können, die zwei Zellen nachträglich miteinander verbinden. Er sagt: „Diese Veränderungen kann die Zelle in 10 bis 15 Minuten durchlaufen, und da andere Zellen ihrer Nachbarschaft dieselben Bewegungen eingehen können, so sieht man in diesem Zeitraum oft Verbindungen zwischen zwei Zellen eintreten, welche vorher nicht bestanden."

Daß auch zwischen verschiedenen Gewebearten noch nachträglich Plasmabrücken in dieser Weise gebildet werden können, geht aus einer Beobachtung von Schuberg hervor (1907, S. 562). Dieser fand bei jüngeren Stadien des Axolotls keine Plasmabrücken zwischen den Epithelzellen der Epidermis und den Bindegewebszellen der Haut, wohl aber fand er sie bei 5 cm langen Larven. Sie müssen also jedenfalls — auf den dazwischen liegenden Stadien entstanden sein. — Es scheint auch, als ob die Plasmabrücken zwischen Epithel- und Bindegewebe wieder rückgebildet und später wieder neu ausgebildet werden können (S. 582).

Daß Plasmabrücken bei der Teilung zweier einkerniger Zellen oder der Bildung eines Konzelliums aus einem Polyplasten durch direktes Ausziehen von Zytoplasmafäden in einer Grenzfläche ohne vorherige Bildung von einer Vakuolenschicht entstehen, so daß also z. B. gleich der bei den erwachsenen Epithelzellen vorkommende Zustand entstände, nur anfangs mit sehr kurzen Brücken, ist meines Wissens nur selten beobachtet worden.

Klaatsch (1898, S. 803) findet, daß bei der Trennung der ersten beiden Furchungszellen des Eies von Amphioxus die Protoplasten durch breite Brücken im Zusammenhang bleiben (Fig. 1), so daß in diesem Falle von der primären Anlage von Plasmabrücken durch Ausziehen von Zytoplasmafäden geredet werden kann.

Häufiger scheint die Entstehung von fadenförmigen Plasmabrücken in der Weise vor sich zu gehen, daß sich in den Flächen, in welchen eine relative Trennung zweier Protoplasten eintreten soll, zuerst eine Lage von Vakuolen bildet, deren Lamellen sich dann in Zytoplasmafäden verwandeln. Es mag zuerst das mitgeteilt werden, was wir über diese Entwicklungsweise der Plasmabrücken für die Epithelzelle in der Literatur finden.

Mitrophanow (1885) hat die von ihm untersuchte Entwicklungsgeschichte der Plasmabrücken der Haut des Axolotes usw. nicht richtig dargestellt, aber er erkannte, daß die Plasmabrücken zytoplasmatischer Natur sind.

Ide (1888) beschreibt das Epithel vom Blättermagen des Rindembryos. Er findet, mit Ausnahme der tiefsten Zellschicht (*m*) die Zellen durch das in Fig. 204 dargestellte Netz verbunden. Von diesem sagt er S. 413:

„Ce réticulum n'ayant pas été étudié mérite une description détaillée. Les filaments qui forment le réseau présentent un aspect identique à celui des ponts. Comme ces derniers, ils sont homogènes et fort réfringents. Sous l'action des matières colorantes: bleu de méthylène, hématoxyline, iode etc., ils prennent la même

teinte que les ponts, et sont homogènes comme eux; ils ont aussi le même diamètre. Leure points d'entre croisement sont en général sensiblement épaissis. Nous avons déjà vu que c'est de ces points nodaux que surgissent les ponts et que ceux-ci présentent de semables épaissements à leurs points d'insertion. Ajoutons que les trabécules se comportent exactement comme les ponts sou l'action des acides, des bases et des solutions digestives. Quant aux mailles, leur forme est variable; ce sont le plus souvent des polygones irréguliers, à angles plus ou moins arrondis."

Diese Erscheinung faßt er folgendermaßen auf (S. 417): „Chaque cellule est enveloppé d'une membrane; cette membrane est réticulée; des points d'entrecroisement de son réticulum partent des trabécules de même nature qui constituent les ponts."

Er glaubt also, daß jeder Protoplast von einer netzartig strukturierten Membran bedeckt sei und daß von den Knotenpunkten der Maschen Fädchen abgingen, welche benachbarte Knotenpunkte der Maschen verbänden. Sie sind das, was als Plasmabrücken bezeichnet wurde. Zwingende Beweise für die Membrannatur des Zwischenwerkes erbringt der Autor nicht. Nach seinen Angaben könnte die periphere Struktur auch aus dichtem Zytoplasma gebildet sein.

Er sah übrigens auch die Maschen des Netzwerkes in den oberen Zellen mehr und mehr größer werden und schließlich das Netzwerk zerreißen.

F. E. Schulze (1896) untersuchte die Epithelzellen von Batrachier- und Tritonlarven. Er beobachtete zuerst 1,5—2 mm lange Larven und sah, daß die Epithelzellen durch eine einschichtige Vakuolenlage voneinander relativ abgegrenzt sind. Er schloß das besonders aus der Flächenansicht der Epithelzellen und sagt darüber S. 978:

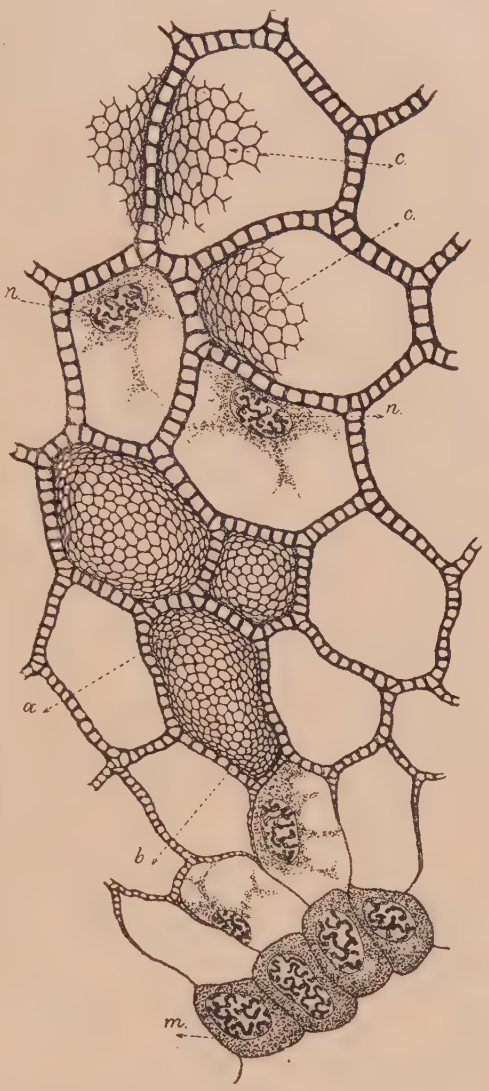


Fig. 204. Stück des Epithels vom Blättermagen des Rinderembryos. *m* tiefste Zellage. *a*, *b*, *c* die Zellen in der Aufsicht, das Netz zeigend. *n* Kern. Nach Fig. 5 von Ide (1888).

„Während sich nun in den genannten Regionen die interzellulären Spalträume fast ausschließlich im optischen Querschnitte präsentieren, muß man, um Flächenschnitte derselben zu erhalten, das Mikroskop auf jene mittlere Höhenregion des ganzen Epithellagers einstellen, wo die unteren Endflächen der oberfläch-

lichen Zellen auf die oberen Enden der tiefliegenden Zellen treffen." — „Bei solcher Stellung erkennt man nun an den betreffenden Stellen ein gewöhnlich ziemlich dunkel erscheinendes Netz, dessen polygonale oder abgerundeten Maschen hellere Lücken umschließen." — „Demnach findet sich zwischen den sich gegenüberliegenden Grenzflächen zweier Nachbarzellen eine einschichtige Lage von Vakuolen, welche mit flüssiger lymphähnlicher Substanz gefüllt und seitlich voneinander getrennt sind durch ein die benachbarten Zellkörper verbindendes einschichtiges Brückennetz. Die Form der interzellulären Vakuolen steht meistens in bestimmter Beziehung zu ihrer Größe, insofern die kleineren mehr oder weniger rundlich, die größeren dagegen mehr eckig erscheinen. Während die kleinsten Vakuolen sich in der Regel als Kugeln darstellen, bilden die größeren Polyeder mit abgerundeten Ecken. Bemerkenswert ist, daß die Zahl der auf eine Grenzspalte von bestimmter Ausdehnung kommenden Vakuolen mit der wachsenden Größe der letzteren erheblich abnimmt."

Auch bei älteren Batrachierlarven (3 cm langen Larven von Rana catesbiana) sieht er die gleiche Struktur der Grenzschicht. Ich selbst habe aber bei älteren Larven von Alytes, wie wir gesehen haben, fadenförmige Plasmabrücken gefunden (1896).

Schulze faßt die beobachteten Erscheinungen folgendermaßen auf: Er meint (S. 982), „daß ursprünglich die jungen membranlosen Zellen der geschichteten Epithelien in ganzer Ausdehnung durch eine ziemlich stark lichtbrechende hyaline Grenzschicht verbunden sind, in welcher unter Umständen kleine Flüssigkeitströpfchen in einschichtiger Lage auftreten und durch allmähliche Vergrößerung zur Bildung eines solchen interstitiellen Verbindungsnetzes zwischen den plasmatischen Zellkörpern führen, wie es in der Epidermis junger lebender Amphibienlarven direkt wahrnehmbar ist." Er läßt die anfangs kleinen Flüssigkeitströpfchen zu größeren zusammenfließen, die sich gegeneinander abplatten und schließlich, unter Zerreißen der Vakuolenwände, zu strangförmigen Verbindungsbrücken werden.

Studnička (1898) bestätigt das Vorkommen des Lamellennetzes bei jungen Larven von Triton.

Dann hat Foà (1900) einen Beitrag zu der in Rede stehenden Frage geliefert. Er untersuchte die Haut, die Mundschleimhaut, den Huf, das Magenepithel des Rindsfötus. Er findet bei einem 6 cm langen Exemplare die Zellen der untersten, Lage (Generationszellen) „in innigstem Kontakt untereinander, so daß keine Interzellularlücken bestehen." Er untersucht das, was Ide für eine Membran erklärt hat, genau und zweckmäßig und findet (S. 434): „Zwischen einer Zelle und der anderen bestehen also keine Linien (er meint Fäden), sondern Lamellen, die geschlossene Kammern umgrenzen. Jede Kammer stellt einen sechseckigen Wabenraum dar, der die obere Fläche der unteren Zelle zum Boden, die untere Fläche der oberen Zelle zur Decke hat und dessen seitliche Wände durch die Interzellularlamellen gebildet werden." Weiter findet er, daß bei großen Föten (26—30 cm) die lamellären Vakuolenwände zerreißen. Er sagt (S. 435): „In den oberen Zellagen besitzt das Netzwerk, das beim 6 cm langen Fötus homogen, ohne dunklere Knotenpunkte erscheint, an jedem Knotenpunkte seiner Balken ein deutlich hervortretendes glänzendes Tüpfelchen. Bei anderen Zellen bleibt dieses glänzende Tüpfelchen bestehen, während das Netzwerk aus den Fugen geht und nur von den Knotenpunkten in verschiedener Richtung abgehende Fädchen übrig bleiben (Fig. 6). Die Zellen der unmittelbar über der Generationszellenschicht gelegenen Lagen sind durch Interzellularbrücken voneinander getrennt; an ihrer Oberfläche erscheinen jedoch nicht mehr die Maschen eines homogenen Netzwerks, wohl aber die oben beschriebenen glänzenden Pünktchen, von denen von den Balken eines ehemaligen Netzwerks übrig gebliebene Fädchen abgehen können oder nicht." (S. 437): „So kommt schließlich durch allmähliche Umbildung (Fig. 6 und 8), die zuweilen alle an einer einzigen Zelle angetroffen werden (7), die Zellform zustande, wie sie beim ausgewachsenen Rinde besteht, bei welchem in der Mitte der oberen Zellfläche die vertikal gegen das Auge gerichteten Dornen wie glänzende Pünktchen erscheinen, während sie nach den Rändern der Zelle zu immer länger zu werden scheinen, bis sie an den Seiten der Zelle ihre größte Länge erreichen (was durch die Konvexität der Zell-

oberfläche bedingt wird (Fig. 97)". Er hat damit die Entwicklung der fadenförmigen Plasmabrücken aus lamellären lückenlos gesehen. Ganz klar ist er sich allerdings über den Vorgang nicht geworden, denn er nimmt an, daß auch aus den fadenförmigen Plasmabrücken sich lamelläre entwickelten (S. 439).

Studnička (1903b, S. 414) verfolgte den Vorgang der Entstehung von fadenförmigen Plasmabrücken aus Vakuolenwänden auch am Chordagewebe von Belone acus.

Es ist nach dem Mitgeteilten wohl sicher, daß die Bildung der bei fertigen Epithelzellen fadenförmigen Plasmabrücken in folgender Weise verläuft:

Die jugendlichen einkernigen Epithelzellen sind nicht durch eine Zwischensubstanz, sondern (*m*, Fig. 204; Fig. 5 von Ide) nur durch eine dünne Schicht von einschlußfreiem Zytoplasma abgegrenzt. In den rein zytoplasmatischen Grenzschichten des aus einkernigen Zellen bestehenden Konzellien bilden sich dann kleine mit Flüssigkeit gefüllte Vakuolen in einfacher dichter Schicht, welche nach und nach heranwachsen und sich durch gegenseitigen Druck seitlich abplatten. Dann zerreißen die radial gestellten Zytoplasmawände der Vakuolen und es entstehen aus ihrer Masse die fadenförmigen Plasmabrücken. Diese Entwicklungsgeschichte steht im besten Einklang mit der Flüssigkeitsnatur des Zytoplasmas und entspricht ganz dessen Verhalten in der Pflanzenzelle, wo wir sehr oft einen Vakuolenschaum in ein Fadennetz übergehen sehen. Hingewiesen mag zuletzt darauf werden, daß Marchand (1903, Taf. XXX. Fig. 3, 4, 5) fand, daß das Zottenepithel junger menschlicher Eier eine mehrkernige Zelle vorstellt, in welcher die Trennung einkerniger Zellen durch Entstehung unregelmäßiger Vakuolen stattfindet.

Es ist zu vermuten, daß auch bei der Zweiteilung einkerniger Epithelzellen die Anlage der fadenförmigen Plasmabrücken in gleicher Weise erfolgt. Gesehen hat man dieses noch nicht. Was die Literatur über diese Frage sagt, sei mitgeteilt.

Erlanger sagt (1896, S. 405) folgendes: „Wenn die Tochterkernplatten auseinanderweichen, treten zwischen denselben die sogenannten Verbindungsfasern auf, welche ebenfalls den fortlaufenden Kanten von hintereinander zu Längszügen angereihten Alveolen entsprechen. Das Verhalten dieser sogenannten Verbindungsfasern ist ein sehr wechselndes, je nach dem Stadium oder dem Variieren der Kern- und Zellteilung. Bleiben die Enden der auseinanderweichenden Tochterplatten auf der Oberfläche einer Kugelschale, wie dies meistens der Fall ist, so reihen sich die Verbindungsfasern zunächst zu einem Zylinder an, welcher sich bei der fortschreitenden Zellteilung in zwei mit der Spitze zusammenhängende Kegel verwandelt, wobei an dem Verbindungspunkte der Kegelspitze der Flemming'sche Zwischenkörper (Zellplattenrudiment) zu liegen kommt. Ist die Anordnung der Tochterchromosomen bei der Wanderung nach dem Pole eine unregelmäßige, so unterbleibt dementsprechend eine regelmäßige Anordnung der zwischen den Tochterplatten befindlichen Alveolen.

Für die Bildung des Zwischenkörperchens ist der Modus der Zellkörperteilung maßgebend. Runden sich dabei die Tochterzellen gegeneinander ab, so daß sie einander nur in einem Punkte berühren, so entsteht an jenem Punkte durch Einlagerung weniger Granula das Zwischenkörperchen. Flachen sich die Tochterzellen gegeneinander ab, und zwar so, daß die Berührungsstelle ringförmig ist, so entsteht zwischen ihnen ein linsenförmiger Hohlraum, der „corpus lenticulaire" van Beneden's. Statt eines einheitlichen derartigen Zwischenraums können deren mehrere ungleich große entstehen, zwischen welchen natürlich dünne Plasmabrücken bestehen bleiben, welche den sogenannten Interzellularbrücken entsprechen. Wenn durch sukzessive Teilung eine Zelle von derartigen Vakuolen oder Hohlräumen umgeben ist, entstehen auf der ganzen Peripherie derartige Interzellularbrücken,

welche bei tiefer gelegenen Zellen der Salamanderhaut ein regelmäßiges Vorkommnis ist. Die sogenannte Zellplatte der Autoren ist nichts weiter als die Alveolarschicht. Bei der Zellteilung umgibt sich an der Teilungsstelle jede Tochterzelle mit einer neuen Alveolarschicht, welche mit der alten in kontinuierlichem Zusammenhange steht. Platten sich beide Tochterzellen gegeneinander bei der Ruhe ab, wie dies bei Furchungszellen z. B. die Regel ist, oder bildet sich ein Hohlraum zwischen ihnen aus, so treten die aneinander gelagerten oder durch den linförmigen Hohlraum getrennten Alveolarschichten sehr deutlich hervor und wurde dies als eine Spaltung der ursprünglich einfachen Zellplatte gedeutet."

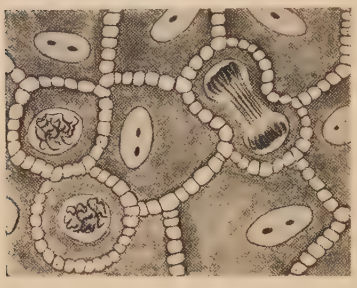


Fig. 205. „Epithelüberzug des Dünndarms eines reifen Katzenembryos bei tiefer Einstellung des Mikroskops; unvollkommene Teilung der Zellen." — Das Unvollkommene der Teilung besteht nach dem Autor darin, daß die Plasmabrücken während der Teilung im unteren Teile der Zelle erhalten bleiben. Nach Kolossow (1893, Fig. 10, Taf. XII). Auf ½ verkleine t.

Erlanger hat danach anscheinend erkannt, daß die Abgrenzung der sich teilenden Epithelzellen zuerst durch Vakuolen erfolgt. Er hat also wohl einen lamellären Zustand der Plasmabrücken gesehen, von dem Zusammenhang dieses Zustandes mit dem der normalen fadenförmigen Brücken hat er nichts gesagt.

Kolossow (1893, S. 347) sagt über die Teilung der Zellen des Pleuroperitonealepithels (Endothels) noch wachsender Wirbeltiere folgendes: „In den Präparaten des mit Osmiumsäure nach meiner Methode behandelten Pleuroperitonealendothels treten die sich teilenden Zellen wegen ihrer intensiveren Färbung scharf hervor, dabei kann man sehr deutlich die vortrefflich sich erhaltenden mitotischen Kernfiguren sehen, besonders, wenn das Präparat mit Safranin gefärbt worden war. Untersucht man solche Präparate, so wird man sich leicht überzeugen können, daß bei der Vermehrung die Zelle dicker, deutlich körnig wird, und auch ihre Oberfläche sich aus der platten in eine konvexe verwandelt. Letzteres hängt davon ab, daß der protoplasmatische Teil derselben ungleichmäßig dick wird, am bedeutendsten in der nächsten Umgebung des Kerns. Der oberflächliche Teil, die Deckplatte, verdickt sich dabei nicht. Weiterhin überzeugt man sich davon, daß die sich teilende Zelle während der ganzen Zeit ihrer Teilung den organischen Zusammenhang mit den benachbarten Elementen nicht verliert, wobei der Rand ihrer Deckplatte mit den Rändern der Deckplatte der benachbarten Zellen in Berührung bleibt. Die letzteren wachsen in die Einschnürung an der sich teilenden Zelle hinein und folgen der Vertiefung derselben, indem sie mit zwei jungen Zellen in Zusammenhang bleiben, die als Teilungsprodukte der alten erscheinen, welche sich niemals vollständig teilt — es teilt sich nur ihre Deckplatte, die in der Tiefe aber einander zugewendeten Ecken von zwei jungen Zellen bleiben auch nach Beendigung der Teilung miteinander durch ein oder mehrere Anastosomen organisch verbunden (Fig. 10)."

Wir sehen aus der Beschreibung und der Fig. 205, daß die Teilung der Zelle unter seitlicher Einschnürung des Protoplasten, bei fortgesetztem Zusammenhang der Teilprodukte durch Plasmabrücken und unter Vermehrung der letzteren zustande kommt, erfahren aber nicht, in welcher Weise die Plasmabrücken neu entstehen.

Schriftenverzeichnis.

Abderhalden, Handbuch der biochemischen Arbeitsmethoden, Urban & Schwarzenberg, 2. Band 1910.

—, Biochemisches Handlexikon, 1. Band, 2. Hälfte 1911; 4. Bd. 1911, Proteïne, bearbeitet von Osborne.

—, Synthese der Zellbausteine in Pflanzen und Tieren, Berlin, Springer, 1912.

—, Lehrbuch der physiologischen Chemie, Urban & Schwarzenberg, 1. Teil 1914.

Ackermann, Zur Chemie der Vogelblutkerne; Zeitschr. f. physiol. Chemie, 43. Band. 1904/05, S. 299.

Adami and Aschoff, On the Myelins, Myelin Bodies, and Potential Fluid Crystals of the Organism; Proceedings of the Royal Society of London, Series B, 78. Bd., 1906, S. 356.

Aé, Über die physiologische Bedeutung des in den Pflanzen vorkommenden oxalsauren Kalkes; Flora 1869, S. 177.

Aggazzoti, A., Ricerche ultramicroscopiche sui globuli rossi di Spelerpes fuscus; Zeitschr. f. allg. Physiol., 11. Bd., 1910, S. 249, Taf. XVII, XVIII.

Albrecht, Vorfragen der Biologie, Wiesbaden 1899.

—, Pathologie der Zelle. Zur Physik des Zellkörperchens, Ergebnisse der allgemeinen Pathologie. 6. Jahrg., 1899, Wiesbaden 1901, S. 935.

Altmann, Die Elementarorganismen und ihre Beziehung zu den Zellen, Leipzig, Veit & Co., 1890, 2. Aufl., 1894.

—, Die Granulalehre und ihre Kritik; Arch. f. Anatomie und Physiol. Anat. Abt. 1893.

Alverdes, Die Kerne in den Speicheldrüsen der Chironomus-Larve; Arch. f. Zellforsch., 9. Bd., 1912, S. 168.

Amadei, Über spindelförmige Eiweißkörper in der Familie der Balsamineen; Bot. Centralbl., 73. Bd., 1898, S. 1.

Amar, Sur le rôle de l'oxalate de Calcium dans la nutrition des végétaux; Annal. sc. nat. Bot., 19. Bd., 1904, S. 195.

Andrews, Frank Marion, Karyokinesis in Magnolia and Liriodendron with special reference to the behavior of the chromosomes; Beihefte zum Bot. Centralbl., 11. Bd., 1901—02, S. 134.

—, —, —, Die Wirkung der Centrifugalkraft auf Pflanzen; Jahrb. f. wissenschaftl. Botanik, 38. Bd., 1903, S. 1.

Anigstein, L., Über Strombidium testaceum; Archiv f. Protistenkunde, 32. Bd., 1914, S. 79.

Arnaud et Padé, Recherche chimique de l'acide nitrique, des nitrates dans les tissus végétaux; 98. Bd., 1884, S. 1488.

Arnold, Die Morphologie der Milch- und Colostrumsekretion; Beiträge zur pathologischen Anatomie und zur allgemeinen Pathologie (Ziegler), 38. Bd., 1906, S. 421.

—, J., Über feinere Strukturen und die Anordnung des Glykogens in den Muskelfaserarten des Warmblüterherzens; Sitzb. d. Heidelberger Akademie der Wissenschaften, Math. naturw. Kl., 1909, 1. Abt.

—, —, Über Plasmastrukturen und ihre funktionelle Bedeutung, Jena, Fischer, 1914.

—, —, Das Plasma der somatischen Zellen im Lichte der Plasmosomen-Granulalehre und der Mitochondrienforschung; Anatomischer Anzeiger, 43. Bd., 1913, S. 433.

—, Bemerkungen über intravitale, supravitale und postvitale Granulafärbung; Centralbl. f. Allgem. Pathologie u. Pathol. Anatomie, 24. Bd., Nr. 19, S. 849.

Arnoldi, Beiträge zur Morphologie der Gymnospermen, IV; Was sind die „Keimbläschen" oder „Hofmeister's Körperchen" in den Eizellen der Abietineen? Flora, 87. Bd., 1900, S. 198.
Aschoff, L., Zur Morphologie der lipoiden Substanzen; Ziegler's Beiträge zur patholog. Anatomie, 47. Bd., 1910, S. 1.
—, Pathologische Anatomie, 1. Bd., 2. Aufl., 1911.
Atwater, Neue Versuche über Stoff- und Kraftwechsel im menschlichen Körper; Ergebnisse der Physiologie, 3. Bd., 1904, S. 497.
Auerbach, Zur Kenntnis der tierischen Zellen. I. Über zweierlei chromatophile Kernsubstanzen, Sitzb. d. Kgl. preuß. Akad. d. Wiss., II., 1890, S. 735.
—, Leop., Über die Einzelligkeit der Amöben; Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, 7. Bd.
Baccarini, Sui cristalloidi fiorali di alcune Leguminose; Bulletino della Società botanica italiana, 1895, S. 139.
—, Intorno ad una particolarita dei vasi cribrosi; Malpéghia, VI, p. 50 tav. IV.
Bachmann, Hans, Beitrag zur Physiologie der Pilze; Jahrb. f. wissensch. Botanik, 34. Bd., 1900, S. 279.
Bailey, Americ. Journal of Science and Arts, New Haven, 48. Bd., 1845, S. 17.
Balbiani, Sur les mouvements qui se manifestent dans la tache germinative chez quelques animaux; Comptes rendus des séances et mémoires de la Société de Biologie; 1. Bd., 1864 (erschienen 1865), S. 64.
Ballowitz, Untersuchungen über die Struktur der Spermatozoen; Archiv f. mikrosk. Anatomie, 36. Bd., 1890, S. 225.
Ballowitz, E., Über das Epithel der Membrana elastica posterior des Auges, seine Kerne und eine merkwürdige Struktur seiner großen Zellsphären; Archiv f. mikr. Anat. u. Entw., 56. Bd., 1900.
—, Stab- und fadenförmige Kristalloide im Linsenepithel; Archiv f. Anatomie u. Physiologie. Anatom. Abt. Jahrg. 1900.
Bally, Cytologische Studien an Chytridineen; Jahrb. f. wissensch. Botanik, 50. Bd., 1911, S. 123.
Bambeke, Ch. van, Cristalloides dans l'oocyte de Pholcus phalangioides. Archiv anatomie microscopique, 2. Bd., 1898.
—, Le mycélium de Lepiota meleagris; Mémoires de l'acad. royale des sciences des lettres et des beaux arts de Belgique, 54. Bd., 1902.
Bang, Chemische Untersuchung der lymphatischen Organe; Hofmeister's Beiträge zur chemischen Physiologie und Pathologie, 5. Bd., 1904, S. 317.
—, Phosphatide; Abderhalden, Biochem. Handlexikon, 1911, 5. Bd.
—, Ivar, und Sjövall, Einar, Studien über Chondriosomen unter normalen und pathologischen Bedingungen. Aus d. pathol.-anatom. und d. medizinisch-chemischen Institut der Universität Lund; Beiträge zur patholog. Anatomie u. zur allg. Pathologie, 62. Bd., 1916, S. 1.
Bardeleben, K. v., Zur Spermatogenese bei Monotremen und Beuteltieren; Verhandl. d. Anat. Gesellsch., 10. Versammlung, Berlin 1896.
—, —, Weitere Beiträge zur Spermatogenese beim Menschen; Jenaische Zeitschr. f. Naturwissensch., 31. Bd., 1898.
Barfurth, Vergleichende histochemische Untersuchung über das Glykogen; Archiv f. mikr. Anat., 25. Bd., 1885, S. 269.
—, Über Zellbrücken bei Pflanzen und Tieren; Sitzungsber. d. Naturf.-Ges. d. Universität Dorpat, 9. Bd., 1891, S. 415.
—, Über Zellbrücken glatter Muskelfasern; Archiv f. mikr. Anatom., 38. Bd., 1891, S. 38.
—, Zellücken und Zellbrücken im Uterusepithel nach der Geburt; Anatom. Anzeiger, Ergänzungsheft zu Bd. 12, 1896, S. 20.
de Bary, Handbuch der physiologischen Botanik, 2. Bd., 1866.
—, Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne, 1877.
—, Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze; Leipzig 1884.
—, Über einige Sklerotinien und Sklerotienkrankheiten; Bot. Zeitung, 1886, S. 377.
Beauverie, Etudes des faits nouveaux concernant les réserves de la graine et leur évolution pendant la germination; Assoc. française p. l'ac. des Sciences, Congres de Lyon 1906.
—, Etudes sur les corpuscules métacromatiques des graines; C. R. de la Soc. de Biologie de Paris, 58. Bd., 1906a, S. 376.

Beauverie, Evolution des corpuscules métachromatiques des graines (globoides) pendant la germination; C. R. de l'Ac. des Sciences, 1906b, S. 924.
—, Evolution de la protéine, des cristalloides et du noyau dans les graines, au cours de la germination; C. R. de la Soc. de Biologie de Paris, 58. Bd., 1906c, S. 556.
Bechhold, Die Kolloïde in Biologie und Medizin; Dresden 1912.
Becker und Demoll, Einführung in die mikroskopische Technik, Quelle und Meyer 1913.
Behrens, J., Über einige ätherisches Öl sezernierende Hautdrüsen; Ber. d. deutsch. Bot. Ges., 4. Bd., 1886, S. 400.
Beijerinck, Über die Butylalkoholgärung und das Butylferment; Verh. d. Koninkl. Akad. von Wetensch. te Amsterdam, 2. Sect., 1. Teil, Nr. 10, 1893.
Belajeff, Über Bau und Entwicklung der Spermatozoiden der Pflanzen; Flora, 79. Bd., Ergänzungsband zum Jahrg. 1894, S. 1.
—, Zur Kenntnis der Karyokinesis bei den Pflanzen; Flora, 79. Bd., Ergänzungsband zum Jahrg. 1894a, S. 430.
—, Über den Nebenkern in spermatogenen Zellen und der Spermatogenese bei den Farnkräutern; Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 1897, S. 337.
—, Über die Spermatogenese bei den Schachtelhalmen; Ber. der Deutsch. Bot. Ges., 1897, S. 339.
Belzung, E., Développement des grains d'aleurone et structure protoplasmique en général chez quelques Papilionacées. Journal de Botanique 1891, S. 85.
—, E., Sur l'existence de l'oxalate de calcium à l'état dissous; Journal de Botanique, 8. Bd., 1894, S. 213.
Benda, Die Mitochondriafärbung und andere Methoden zur Untersuchung der Zellsubstanzen; Verh. d. anat. Ges., 15. Tag, Bonn, Anat. Anz., Ergänzungsheft zum 19. Bd., 1901, S. 155.
—, Die Mitochondria; Ergebnisse und Entwicklungsg., 12. Bd., 1902, S. 743.
—, Die Bedeutung der Zelleibstruktur für die Pathologie; Centralbl. f. allgem. Path. u. Path. Anat., Ergänzungsheft zum 25. Bd., 1914, S. 5.
Benecke, Über farblose Diatomeen der Kieler Föhrde; Jahrb. f. wissensch. Botanik, 35. Bd., 1900, S. 535.
—, Über Oxalsäurebildung in grünen Pflanzen; Bot. Zeitg., 1903, S. 79.
Berg, W., Beiträge zur Theorie der Fixation; Archiv f. mikr. Anat., 62. Bd., 1902, S. 362.
—, —, Weitere Beiträge zur Theorie der histologischen Fixation; Archiv für mikr. Anat., 65. Bd., 1904—05, S. 298.
—, —, Die Fehlergröße bei den histologischen Methoden; Berlin 1908.
—, —, Über spezifische, in den Leberzellen nach Eiweißfütterung auftretende Gebilde; Anatomischer Anzeiger, 42. Bd., 1912, S. 251.
—, —, Über periodische Veränderungen der Salamanderleber mit besonderer Berücksichtigung der Pigmentzellen; Zeitschr. f. Morphologie und Anthropologie, 18. Bd., 1914, S. 579.
—, —, Über den mikrochemischen Nachweis der Eiweißspeicherung in der Leber; Biochemische Zeitschrift, 61. Bd., 1914a, S. 428.
—, —, und Cahn-Bromer, Über den mikroskopischen Nachweis der Eiweißspeicherung in der Leber nach Verfütterung von Aminosäuren; Biochemische Zeitschr., 61. Bd., 1914, S. 434.
Bergh, Vorlesungen über die Zelle und die einfachen Gewebe des tierischen Körpers; Wiesbaden 1894.
Berghs, Le noyau et la cinese chez le Spirogyra; La Cellule, 23. Bd., 1906, S. 55.
Bernard, Quelques remarques a propos du role physiologique du latex; Ann. d. Jard. Bot. de Buitenzorg, 1910, Suppl. 3.
Berthold, Zur Kenntnis der Siphoneen und Bangiaceen; Mitteilungen der Zoolog. Station zu Neapel, 2. Bd., 1881, S. 72.
—, Studien über Protoplasmamechanik; Leipzig 1886.
—, Untersuchung zur Physiologie der pflanzlichen Organisation; 1. Bd., 1898, 2. Bd., 1. Hälfte, 1904.
Bertkau, Über den Bau und die Funktion der sog. Leber der Spinnen; Archiv f. mikr. Anat., 23. Bd., 1884, S. 214.
Best, Über Karminfärbung des Glykogens und der Kerne; Zeitschr. f. wissensch. Mikroskopie, 1906, S. 319.
Bethe, Subepitheliale Nervenplexus der Ctenophoren; Biolog. Zentralbl., 15. Bd., 1895, S. 142.

Biedermann, W., Zur Histologie und Physiologie der Schleimsekretion; Wiener Sitzungsber., 1882, Math. naturw. Klasse, 94. Bd., 3. Heft, 3. Abh., S. 250.
—, —, Beiträge zur vergleichenden Physiologie der Verdauung. I. Die Verdauung der Larve von Tenebrio militor; Archiv f. d. gesamte Physiologie, 72. Bd. 1898.
—, —, Sekretion und Sekrete; Pflüger's Archiv für Physiologie, 167. Bd., 1917. Seperatabzug.
—, —, Mikrochemische Beobachtungen an den Blattzellen von Elodea; Flora 11. u. 12. Bd., 1918, Festschrift Stahl, S. 560.
Bielstein, Über die Art der Kristallbehälter im Rhizom von Iris; Berichte der Deutsch. Bot. Ges., 1914, S. 360.
Bierberg, Die Bedeutung der Protoplasmarotation für den Stofftransport in den Pflanzen; Flora, 1909, S. 52.
Binz, Beiträge zur Morphologie und Entstehungsweise der Stärkekörner; Flora, 1892, Ergänzungsband, S. 34.
Biondi, La degeneratione Walleriana dei nervi periferici, particolarementе studiata dal lato istochimico et il valore degli attuali metodi d'indagine per la dimostrazione istochimica di sostanze grasse e lipoidi; Folia Neuro-Biologica, 7. Bd., 1913, August, Sommerergänzungsheft, S. 71, 3. Taf.
Bizzozero, Estratto dei Rendiconti del Reale Instituto Lombardo. Ser. 2. Vol. 3, Fasc. 16, 1870 (Referat im Zentralbl. f. Med. Wissensch., 9. Bd., 1871, S. 482).
— und Torre, Über die Blutbildung bei Vögeln; Zentralbl. f. d. med. Wiss. 1880.
Blackmann, On the Cytological Features and Related Phenomena in Pinus silvestris L.; Philosophical Transactions of the Royal Society of London, 190. Bd., 1898, S. 395.
Blenk, Über die durchsichtigen Punkte in den Blättern; Flora 1884, S. 49.
Boheman, Interzellularbrücken und Safträume der glatten Muskulatur; Anatomischer Anzeiger, 10. Bd., 1895, S. 305.
Böhm und Oppel, Taschenbuch der mikroskopischen Technik; München, 7. Aufl. 1912.
Bokorny, Th., Über die durchsichtigen Punkte in den Blättern; Flora 1882, S. 339.
Bonnet, L'ergastoplasma chez les Végétaux; Anatomischer Anzeiger, 39 Bd., 1911, S. 67.
Borodin, Über einige bei Bearbeitung von Pflanzenschnitten entstehende Niederschläge; Bot. Zeitung 1882, S. 589.
—, Über die mikrochemische Nachweisung und die Verbreitung des Dulcits im Pflanzenreich; Ref. Bot. Zentralbl. 43. Bd , 1890, S. 175.
—, Über die kristallinischen Ablagerungen in den Blättern der Anonaceen und Violarieen: Bot. Zentralbl., 50. Bd. 1892, S. 51.
—, Über diffuse Ablagerung von Kalkoxalat in den Blättern; Arbeiten der St. Petersb. Naturforsch. Gesellschaft 1892 (Russisch). Ref. i. Bot. Zentralbl. 14. Jahrg., 54. Bd., 1893, S. 210.
Borzi, Le comunicazioni intercellulari delle Nostochinee; Malpighia, 1. Bd., 1886, Fasc. 2—5.
—, Sui cristalloidi nucleari di Convolvulus; Contrib. alla biol. e fisiol. vegetale, Vol. I., 1894. (Zitiert nach Zimmermann.)
Botazzi, Das Zytoplasma und die Körpersäfte. In Winterstein, Handbuch der vergleichenden Physiologie, Jena, Gustav Fischer, 1. Bd. (Bg. 1—29), 1911 und 1912, S. 1—460.
Böttcher, A., Farblose Kristalle eines eiweißartigen Körpers aus dem menschlichen Sperma dargestellt: Virchows Archiv f. pathol. Anat. u. Physiol. und klin. Medic. 32, Bd.. 1865.
Bouin, M. et Bouin, P., Sur le développement de la cellule-mère du sac embryonnaire des Liliacées et en particulier sur l'évolution des formations ergastoplasmiques: Archives d'Anatomie microscopique, Paris, Tome II, 1898, S. 419.
Boveri, „Ein geschlechtlich erzeugter Organismus ohne mütterliche Eigenschaften". In Sitzungsber. d. Ges. f. Morph. u. Physiol. zu München, 1889.
Brahm, C., Fette und Wachse; Abderhalden, Biochemisches Handlexikon, 3. Bd., 1911, S. 1.
Brammertz, W., Morphologie des Glykogens während Eibildung und Embryonalentwicklung von Wirbellosen; Archiv für Zellforschung, 11. Bd., 1913, S. 389.
Brand, Färbung lebender einzelliger Organismen; Biol. Zentralbl., 1. Bd., 1881 bis 1882, S. 202.

Brauns, Flüssige Kristalle, in Handwörterbuch der Naturwissenschaften, Gustav Fischer, 5. Bd., 1914, S. 1056.
Bredow, Beiträge zur Kenntnis der Chromatophoren; Pringsheim's Jahrbücher, 22. Bd., 1891, S. 349.
Briosi, G., Über normale Bildung von fettartiger Substanz im Chlorophyll; Bot. Ztg., S. 529 u. 545; 1873.
Bronn, Klassen und Ordnungen des Tierreichs, 3. Bd., Supplement, 1897, S. 220.
Browicz, Über Kristallisationsphänomene in der Leberzelle; Anzeiger d. Akad. d. Wissenschaften, Krakau, 1898.
Browne, A study of the male germ cells in Notonecta; Journal of Exper. Zool. 14. Bd., 1913.
Brown and Escombe, Static-diffusion of gases and liquids in relation to the assimilation of carbon and translocation in plants; Phylosoph. Transactions of the Royal Society, London, Ser. B., 192. Bd., 1900, S. 223.
Brüel, Zelle und Zellteilung; Handwörterbuch der Naturwissenschaften, Jena, Fischer, 10. Bd., 1914, S. 807.
Bruns, Über die Inhaltskörper der Meeresalgen; Ergänzungsband zur Flora, 79. Bd., 1894, S. 159.
Brussoff, A., Über die sogen. Fragmentation der Actinomyceten-Hyphen; Naturwissenschaftl. Wochenschrift, 17. Bd., 1918, S. 249.
De Bruyne, Contribution à l'étude de l'union intime des fibres musculaires lisses; Arch. de biol. 12. Bd., 1892, S. 345.
— —, Berichtigung zu H. Boheman's vorl. Mitteilung über Interzellularbrücken und Safträume der glatten Muskulatur; Anat. Anzeiger, 10. Bd., 1895.
Buder, Studien an Laburnum Adami; Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre; 5. Bd., 1911, S. 209.
Burchardt, Bichromate und Zellkern; La Cellule, 12. Bd., 1897, Bogen 44.
Buscalioni, L., Studii sui cristalli di ossalato di calcio; Malpighia, 9. Bd., 1895, S. 469, 10. Bd., 1896, S. 3.
— —, Osservazioni e ricerche sulla cellula vegetale; Ann. del R. Institut. Bot. di Roma, 7. Bd., 1898.
— —, Sopra un nuovo caso di incapsulamento dei granuli di amido; Malpighia, 13. Bd., 1899, S. 1.
Bütschli, O., Notiz über das Vorkommen einer dem Amyloid verwandten Substanz in einigen niederen Tieren; Archiv für Anatomie und Physiologie, 1870, S. 362.
— —, Bemerkungen über einen dem Glykogen verwandten Körper in den Gregarinen; Zeitschr. f. Biol., 21. Bd., 1885, S. 603.
— —, Über den Bau der Bakterien und verwandten Organismen; Winter'sche Verlagsbuchhandlung, Leipzig, 1890.
— —, Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma; Leipzig, 1892.
— —, Über den feineren Bau der Stärkekörner; Verhandl. des Naturw. Vereins zu Heidelberg N. F. V., 1. Heft, 1893.
— —, Vorläufiger Bericht über fortgesetzte Untersuchungen an Gerinnungsschäumen, Sphärokristallen und die Struktur von Zellulose und Chitinmembranen. Mit 2 Tafeln, Heidelberg, 1894.
— —, Über den feineren Bau der Stärkekörner; Verh. d. naturhist.-med. Vereins zu Heidelberg N. F., 5. Bd., Heft 1, und vorläufige Mitteilung über fortg. Unters. an Gerinnungsschäumen, Sphärokristallen, und die Struktur der Zellulose und Chitinmembran, Heidelberg, 1894.
— —, Über den Bau quellbarer Körper und die Bedingungen der Quellung; Abh. d. Kgl. Ges. d. Wissenschaften zu Göttingen, 14. Bd., 1895, Math. physik. Klasse.
— —, Weitere Ausführungen über den Bau der Cyanophyceen und Bakterien, Leipzig, 1896.
— —, Untersuchungen über Strukturen, Leipzig, 1898 (mit einem Atlas).
— —, Meine Ansicht über die Struktur des Protoplasmas und einige ihrer Kritiken; Archiv. Entwicklungsmech. 11. Bd., 1901, S. 498.
—, Notiz über die sogen. Florideenstärke; Verhandl. des naturhistorisch-medizinischen Vereins zu Heidelberg, Neue Folge, 7. Bd., 1902—1904, S. 519.
— —, Untersuchungen über Amylose und amyloseartige Körper; Verhandl. des naturhistorisch-medizinischen Vereins zu Heidelberg, 7. Bd., 3. und 4. Heft, 1904, S. 419.

Cahn—Bronner, Über das Verhalten der Eiweißspeicherung in der Leber bei enteraler und parenteraler Zuführung von verschiedenen Eiweißabbauprodukten; Biochemische Zeitschrift, 66. Bd., 1914, S. 289.

Cajal, Internationale Monatsschrift für Anatomie und Histologie, 3. Bd., 1886, S. 250.

Calabro, I cristalli del Poulsen nella specie di Erythrina; Malphigia I, Fasc. III, 1886, S. 169.

Campbell, The Staining of living Nucley; Untersuchungen aus dem Botan. Institut zu Tübingen, 2. Bd., 1886—1888, S. 569.

Carnoy, J. B., Biologie cellulaire. Liège 1884.

Caruel, Sur les granules particuliers du laiteux du figuier; Bulletin de la Soc. bot. de France 12, 1865, S. 273.

Cavara, Intorno ad alcune stuttre nucleari; Estratto degli Atti del R. Istituto Botanico d'Universiti di Pavia, nuova serie, V. 1898.

—, Breve contribuzione alla conoscenza del nucleole; Bolletino della Società Botanica Italiana. 1902, S. 108.

Certes, Sur la glycogène chez les Infusoires; Compt. rend 90. Bd., 1880, S. 77.

—, Sur un procédé de coloration des Infusoires et des éléments anatomiques, pendant la vie; Zoolog. Anzeiger, 4. Jahrg., 1881, S. 208.

Chamberlain, Ch., I. Oogenesis in Pinus laricio: The Botanical Gazette, 27. Bd., 1899, S. 268.

Chemineau, Recherches microchimiques sur quelques glucosides; Dissertation, Paris 1904.

Chmielewsky, Eine Bemerkung über die von Molisch beschriebenen Proteinkörper in den Zweigen von Epiphyllum; Botan. Zentralbl., 8. Jahrg., 31. Bd., Nr. 3/4, 1887, S. 117.

—, Zur Morphologie von Haplotrichium roseum; Berichte der neurussischen Naturforscher-Gesellschaft, Odessa, 11. Bd., 1886 (russisch), S. 23—38. Referat 108 in Just's Jahresb. 1888, S. 299.

—, Über Bau und Vermehrung der Pyrenoide einiger Algen, 1896 (russisch). Referat im Botan. Centralbl., 69. Bd., 1897, S. 277.

—, Die Pyrenoide; Botan. Zentralbl., 78. Bd., 1899, S. 108.

—, Matériaux pour servir à la morphologie et physiologie des algues vertes; Warschau, 1904 (russisch).

Ciaccio, Über das Vorkommen von Lecithin in den zellularen Entzündungsprodukten und über besondere lipoidbildende Zellen (Lecithinzellen); Zentralbl. f. allgemein. Pathologie und Anatom., 20. Bd., Nr. 9, S. 385.

—, Beitrag zur Kenntnis der sogen. Körnchenzellen des Zentralnervensystems; Beitr. z. path. Anatom. u. zur allgem. Pathol., 50. Bd., 1911, S. 317 m. 1 Tat.

Claussen, Zur Entwicklungsgeschichte der Ascomyceten. Pyronema confluens. Zeitschrift f. Botanik, 4. Jahrg., 1912, S. 1.

Clautriau, Étude chimique du glycogène chez les champignons et les levures; Mémoires couronnés et autres mémoires in 8. de l'Académie royale de Belgique, 53. Bd., 1895; auch Recueil de l'Institut botanique Bruxelles, 1. Bd., S. 201.

—, Nature et signification des alcaloides végétaux; Recueil de l'institut botanique publié par L. Errera, Bruxelles, 5. Bd., 1902, S. 1.

Cohn, Th., Über Proteinkristalle in der Kartoffel; Jahresber. d. schlesischen Gesellschaft f. vaterländische Kultur, 23. Dez. 1859, S. 72.

—, Beitrag zur Kenntnis der Charcot'schen und Böttcher'schen Kristalle. Deutsches Archiv f. klinische Medizin, 54. Bd., 1895.

—, Über Interzellularbrücken und Kittsubstanz; Anat. Hefte, 1895, S. 295.

—, Die kristallinischen Bildungen des männlichen Genitaltraktus; Zentralbl. f allgem. Path. u. pathol. Anat., 10. Bd., 1899.

Cohnheim, Chemie der Eiweißkörper, Braunschweig, 1911.

—, Eiweißkörper, im Handwörterbuch der Naturwissenschaften, Jena, Gustav Fischer, 3. Bd., 1913, S 93.

Conrad, Observations sur Eudorina elegans, Estrait du Recueil de l'Institut botanique Léo Errera, t 9, Bruxelles 1913, S. 321.

Coulter, Continuity of protoplasm; Bot. Gaz., Vol. 14, 1889, S. 82—83.

Crato, Beiträge zur Anatomie und Physiologie des Elementarorganismus; Beitr. z. Phys. d. Pflanz. Herausgeg. v. F. Cohn, 7. Bd., Heft 3, 1896.

Cremer, Demonstration des Hefeglykogens in Zellen und Präparaten; Münchner mediz. Wochenschrift. 4. Bd. 1894, S. 525.

Cremer, Max, Physiologie des Glykogens; Ergebnisse der Physiologie, 1. Bd., 1. Abt., 1902, S. 802.

Curtius und Franzen, Über die chemischen Bestandteile grüner Pflanzen; Liebigs Annalen der Chemie, 390. Bd., 1912, S. 89.

Über die chemischen Bestandteile grüner Pflanzen; 2. Mitteil. Liebigs Annalen, 404. Bd., 1814, S. 93.

— —, Über einige nicht flüchtige, in Wasser lösliche Bestandteile der Edelkastanienblätter; Sitzb. d. Heidelberger Akad. d. Wissenschaft. 1916.

— und Reinke, Die flüchtige reduzierende Substanz der grünen Pflanzenteile; Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellschaft, 15. Bd., 1897, S. 201.

Czapek, Milchsaftsystem der Convolvulazeen; Sitz. Ber. Wiener Akad., 103. Bd., Abt. I, 1894, S. 87.

—, Weitere Beiträge zur Kenntnis der geotropischen Reizbewegungen; Jahrb. f. wissenschaftl. Botanik, 32. Bd., 1898, S. 175.

Czapek, Chlorophyllfunktion und Kohlensäure-Assimilation; Ber. der deutschen botan. Gesellschaft, 1902, S. 44.

—, Biochemie der Pflanzen, Jena, Fischer, 2. Bd., 1905.

—, Die Ernährungsphysiologie der Pflanzen seit 1896; Progressus rei botanicae, 1. Bd., 1907, S. 419.

—, Biochemie der Pflanzen, Jena, 1. Bd.; 2. Aufl., 1913.

—, Ausblicke auf biologische Adsorptionserscheinungen; Jahrb. f. wissenschaftl. Botanik, 56. Bd., 1914, S. 84.

Dangeard, La reproduction sexuelle des Ascomycetes; Le Botaniste 1896—97, S. 245.

—, La reproduction sexuelle de l'Entyloma Glaucii (Dang.); Le Botaniste, 4. Serie 1894—95, S. 12.

Dangeard et Léger, Recherches sur la structure des Mucorinées; Le Botaniste, Sér. IV, 1896, S. 4.

Darbishire, O. V., Die Phyllophora-Arten der westlichen Ostsee deutschen Anteils; Wissenschaftl. Meeresuntersuchungen, N. F., 1. Bd., 1896.

Darwin, Variations of animals and plants under domestication, 2. Bd., 1. Aufl., 27. Kap., 1867, insbesondere wichtig die 2. modifizierte Auflage.

—, Das Variieren der Tiere und Pflanzen im Zustande der Domestikation. (Aus dem Englischen übersetzt von J. Victor Carus), 2. Bd., 1868.

Dastre, Sur la répartition des matières grasses chez les crustacées; Compt. rend. des séances de la société de Biologie, 53. Bd., 1901, S. 412.

Debeyre, Sur la diversité de forme des chondriosomes dans les glandes salivaires; Bibliograph. anat. 22. Bd., 1912, S. 240; Ref. Zeitschr. f. Mikrosk., 1915, S. 337

Debski, Br., Beobachtungen über Kernteilung bei Chara fragilis; Jahrb. f. wissenschaftl. Botanik, 30. Bd., 1897, S. 227.

Deen, van, Vorläufige Mitteilungen über die Kristallisation der Proteine und anderer organischer Stoffe. Zentralbl. f. d. Mediz. Wissenschaften 1864.

Degen, Albert, Untersuchungen über die kontraktile Vakuole und die Wabenstruktur des Protoplasmas, Botan. Zeitung, 63. Bd., 1905, S. 160.

Dehmel, Beiträge zur Kenntnis des Milchsaftbehälters der Pflanzen, Dissert. Erlangen, 1889.

Dehnecke, Über nicht assimilierende Chlorophyllkörper, Dissertation, Bonn, 1880.

Dekker, Die Gerbstoffe, Berlin, 1913.

Delage, La structure du protoplasma et les théories sur l'hérédité et les grands problèmes de la biologie générale; Paris, 1895.

De-La-Rue, Über Kristalldrusen bei einigen Pflanzen; Botan. Zeitung, 1869, S. 537.

Deleano, Über die Ableitung der Assimilate durch die intakten, die chloroformierten und die plasmolysierten Blattstiele der Laubblätter; Jahrb. f. wissenschaftl. Botanik, 49. Bd., 1911, S. 129.

Deleano, Studien über den Atmungsstoffwechsel abgeschnittener Laubblätter; Jahrb. f. wissenschaftl. Botanik, 51. Bd., 1912, S. 541.

Derschau, v., Kernbrücken und Kernsubstanz in pflanzlichen Zellen; Archiv f. Zellforschung, 7. Bd., 1912, S. 424.

Detmer, Vergleichende Physiologie des Keimungsprozesses, 1880.

Dippel, Das Mikroskop und seine Anwendung; Vieweg und Sohn, Braunschweig, 2. Teil, 1898.

Doflein, Lehrbuch der Protozoenkunde, Jena, 1909.

Doflein, Franz, Untersuchungen über das Protoplasma und die Pseudopodien der Rhizopoden, II., Jena, Fischer, 1916.

Doflein, F., Über Polytomella agilis; Studien zur Naturgeschichte der Protozoen; Zoologische Jahrb., 41. Bd., Abt. f. Anatomie, 1918.

Driesch, Die Maschinentheorie des Lebens; Biologisches Zentralbl., 16. Bd., 1896, S. 353.

Duesberg, Der Mitochondrialapparat in den Zellen der Wirbeltiere und Wirbellosen; Arch. f. mikros. Anat., 71. Bd., S. 284, 1908.

—, Les chondriosomes des cellules embryonaires du Poulet et leur rôle dans la génèse des myofibrilles avec quelques observations sur le développement des fibres musculaires striées; Archiv f. Zellforschung, 4. Bd., 1910, S. 602.

—, Nouvelles recherches sur l'appareil mitochondrial des cellules séminales; Archiv f. Zellforschung, 6. Bd., 1910a, S. 40.

—, Plastosomen, „Apparato reticolare" und Chromidialapparat; Ergebnisse der Anatomie von Merkel und Bonnet, 20. Bd., 1911, S. 567.

— et Hoven, Observations sur la structure du protoplasma des cellules végétales; Anatomischer Anzeiger, 36. Bd., 1910, S. 96.

Dufour, Notices microchimiques sur le tissu épidermique des végéteaux; Bulletin de la Société vaudoise des sciences naturelles, 3. S., — Vol. 22, 1886, Nr. 94, S. 134.

Eberdt, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Stärke; Jahrb. f. wissenschaftl. Botanik, 22. Bd., 1891, S. 293.

Eberhart, Untersuchungen über das Vorquellen der Samen, Dissertation, Jena, 1906.

Ebner, V. v., Über die Wirbel der Knochenfische und die Chorda dorsalis der Fische und Amphibien; Sitzb. Akad. d. Wissenschaften, Wien, Math. naturw. Klasse, 105. Bd., 1896.

— —, Über Eiweißkristalle in den Eiern des Rehes; Sitzb. d. K. Akad. d. W. Wien, Math.-Nat. Kl., 110. Bd., Abt. 3, 1901.

— —, Über die Entwicklung der leimgebenden Fibrillen, insbesondere im Zahnbein; Sitzb. d. K. Akad. d. Wissensch. in Wien, Math.-Naturw Klasse, 115. Bd., Abt. III, 1906, S. 281.

Elfving, Studien über die Pollenkörner der Angiospermen; Jenaische Zeitschrift f. Naturwissenschaften, 13. Bd., 1879.

Emmerling, Hydrolyse der Meerleuchtinfusorien der Nordsee (Noctiluca miliaris); Biochemische Zeitschrift, 18. Bd., 1909, S. 372.

Engler, Syllabus der Pflanzenfamilien, 7. Aufl., 1912.

Ensch, Le glycogène chez les Myxomycètes; Recueil de l'institut botanique Bruxelles, 1. Bd., 1899, S. 297.

Enzyklopädie der mikroskopischen Technik mit besonderer Berücksichtigung der Färbelehre, herausgegeben von Ehrlich, Krause, Mosse, Rosin, 1903; Urban und Schwarzenberg.

Erhardt, E., Chemische Untersuchung der wesentlichen Bestandteile des Leucojum und des Narcissus poëticus. Diss. 1893.

Ernst, Die Bedeutung der Zelleibstruktur für die Pathologie; Verhandlungen der deutschen pathologischen Gesellschaft, 17. Tagung; Zentralbl. f. allgem. Pathologie und pathologische Anatomie, Ergänzungsheft z. 25. Bd., 1914, S. 5.

Erlanger, Über den feineren Bau der Epithelzellen der Kiemenplättchen der Salamanderlarve und ihre Teilung; Zoolog. Anzeiger, Bd. 19, 1896, S. 401, (Vorl. Mitteil.)

Errera, L., L'épiplasme des Ascomycètes et la glycogène des végétaux; Thèse 1882, Recueil de l'institut botanique Bruxelles, 1. Bd., S. 1.

— —, Pourquoi les éléments de la matière vivante ont-ils des poids atomiques peu élévés? Malpighia, 1. Bd., 1894, S. 1.

— —, Glycogène et „Paraglycogène" chez les végétaux; Recueil de l'Institut Botanique, Bruxelles, 1. Bd., 1905, S. 343.

— —, Liste systématique des Organismes dans lesquels M. L. Errera a recherché le glycogène ou la paraglycogène, dressée d'après ses notes manuscrites et d'après ses publications; Recueil de l'institut botanique Bruxelles, 1. Bd., 1905a, S. 368.

— —, Bibliographie du glycogène et du Paraglycogène; Recueil de l'Institut botanique Bruxelles, 1. Bd., 1906, S. 381,

— —, Bibliographie des alcaloides, glycosides, tannins etc.; Recueil de l'Institut Botanique, publié par Errera, Bruxelles 1906a, S. 375.

Errera, L., Maistriau, Clautriau, Premières recherches sur la localisation et la signification des Alcaloides dans les plantes; Recueil de l'Institut Botanique Bruxelles, 2. Bd., 1906 (erschienen 1887), S. 147.
— —, Sur la limite de petitesse des Organismes; Recueil de l'Institut Botanique Bruxelles, 6. Bd., 1906b, S. 73.
Evens und Schulemann, Mit einem kolloidchemischen Beitrag von Wilborn; Deutsche mediz. Wochenschrift, 14. Jahrg., 1914, S. 1508, Nr. 30.
Ewart, A. J., On the Physics and Physiology of Protoplasmic Streaming in Plants; Oxford, 1903.
Fairchild, Ein Beitrag zur Kenntnis der Kernteilung bei Valonia utricularis; Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellschaft, 1894, S. 331.
—, Über Kernteilung und Befruchtung bei Basidiobolus ranarum Eidam; Jahrb. f. Wissenschaftl. Botanik, 30. Bd., 1897, S. 285.
Faivre, E., Études sur les lacticifères; Lyon. Compt. rend., T. 88, p. 269, 1879. Inst. bot., Jahresber. Bd. 1., 1879, S. 524.
— —, Recherches sur la circulation et le rôle du latex dans le Ficus elastica; Ann. sc. nat. Bot., 6. Bd., Ser. 5., 1866.
Farmer, J. Bredland, On nuclear division in the pollen-mothercelles of Lilium martagon; Annals of Botany, 7. Bd., 1893, S. 392.
— —, Über Kernteilung in Lilium-Antheren besonders in bezug auf die Centrosomenfrage; Flora, 80. Bd., 1895, S. 56.
— —, On Spore Formation and Nuclear Division in the Hepaticae; Annals of Botany, 9. Bd., 1895, S. 469.
—, Moore and Digby, On the cytologie of apogamy and apospory I. Prelimin. Note on apogamy; Proceed. of the Roy. Soc. Vol. 71, 1903, S. 453.
Fauré-Fremiet, Evolution de l'appareil mitochondrial dans l'oeuf du Julus terrestris; Comptes rendus hebdomadaires de la Société de Biologie, 64. Bd., 1908, S. 1057.
—, Étude sur les mitochondries des protozoaires et des cellules sexuelles; Archives d'Anatomie microscopique, 11. Bd., 1909—1910.
—, La continuité des mitochondries à travers des générations cellulaires et le rôle de ces éléments; Anat. Anzeiger, 36. Bd., 1910a, S. 186.
—, Le rôle des mitochondries dans l'élimination du fer chez les Rhizopodes arénacés; Comptes rendus hebdomadaires de la Société de Biologie, 70. Bd., 1911.
—, Mayer, Schaeffer, Sur la microchimie des corps gras application à l'étude des Mitochondries; Archives d'Anatomie microscopique, Paris, 12. Bd., 1910, S. 19. (Kurze Mitteilung darüber auch Anat. Anzeiger, 36. Bd., 1910, S. 596.)
Faussek, W., Zur Frage über den Bau des Zellkerns in den Speicheldrüsen der Larve von Chironomus; Archiv f. mikroskopische Anatomie, 82. Bd., 1913, S. 39.
Fichera, G., Über die Verteilung des Glykogens in verschiedenen Arten experimenteller Glykosurie; Zieglers Beiträge zur pathologischen Anatomie, 36. Bd., 1904, S. 273.
Fick, R., Über die Reifung und Befruchtung des Axolotleies; Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, 56. Bd., 1893.
Fickendey, Zur Kenntnis des Milchsaftes von Kickxia africana; Tropenpflanzer, 1909, S. 203.
Fischel, Über vitale Färbung von Echinodermeneiern während ihrer Entwicklung; Anat. Hefte, 1899, Heft 37, S. 463.
—, Untersuchungen über vitale Färbung; Anat. Hefte, Heft 52/53, 1901, S. 417.
Fischer, Alfred, Über das Vorkommen von Gipskristallen bei den Desmidiaceen; Jahrb. f. wissensch. Botanik, 14. Bd., 1884, S. 133.
—, —, Neue Beiträge zur Kenntnis der Siebröhren; Leipzig, 1886.
—, — Neue Beiträge zur Kritik der Fixierungsmethoden; Anat. Anzeiger, 10. Bd., 1895, S. 769.
—, —, Untersuchungen über den Bau der Cyanophyceen und Bakterien; Jena, 1897.
—, —, Fixierung, Färbung und Bau des Protoplasmas, Jena, 1899.
—, —, Über Protoplasmastruktur; Archiv f. Entwicklungsmechanik der Organismen, 13. Bd., 1901.
—, —, Die Zelle der Zyanophyzeen; Bot. Zeitung 1. Abt., 1905, S. 51.
—, Hugo, Über Inulin; Beitrag zur Biologie der Pflanzen, 8. Bd., 1898, S. 53.
—, —, Über Stärke und Inulin; Beihefte zum botanischen Zentralblatt, 12. Bd., Heft 2, 1909, S. 226.
—, —, Über die kolloidale Natur der Stärkekörner und ihr Verhalten gegen Farbstoffe; Beihefte zum botanischen Zentralblatt, 18. Bd., Abt. 1, 1905, S. 409.

Fischer, Robert, Über die Beziehungen zwischen Lebergewicht und Glykogengehalt; Dissertation, Würzburg 1895.

Fischler, Über die Unterscheidung von Neutralfetten, Fettsäuren und Seifen im Gewebe; Centralblatt f. allgemeine Pathologie und pathologische Anatomie, 15. Bd., 1904, S. 913.

Fitting, Die Reizleitungsvorgänge bei den Pflanzen; Sonderabdruck aus Ergebnisse der Physiologie, herausgegeben von Asher und Spiro, Wiesbaden 1907.

Flade, Über Gallerten aus malonsaurem Barium und ihre Mikrostruktur; Zeitschr. f. anorganische Chemie, 82. Bd., 1913, S. 173.

Fleissig, Über die physiologische Bedeutung der ölartigen Einschlüsse in der Vaucheria; Dissertation, Basel 1900. (Unter Leitung Schimpers.)

Flemming, Beobachtungen über die Beschaffenheit des Zellkerns; Archiv f. mikroskopische Anatomie, 13. Bd., 1877.

—, Zellsubstanz, Kern- und Zellteilung; Leipzig 1882.

—, Über Interzellularlücken des Epithels und ihren Inhalt; Wiesbaden 1895, S. 3.

Flückiger, Pharmakognosie; 3. Aufl., 1891.

Foà, Über die feinere Struktur der geschichteten Pflasterepithelien; Archiv f. mikroskopische Anatomie, 55. Bd., 1900, S. 431.

Forenbacher, Die Chondriosomen als Chromatophorenbildner; Berichte der Deutschen botanischen Gesellschaft, 29. Bd., 1911, S. 648.

Fouard, Eugène, Sur les propriétés colloidales de l'amidon et sur l'unité de sa constitution; Comptes rendus de l'académie des sciences, 1908, T. 147, S. 813.

Frank, Über die anatomische Bedeutung und die Entstehung des vegetabilischen Schleimes; Jahrb. f. wissensch. Botanik, 5. Bd., 1866/67, S. 161.

Franzé, Beiträge zur Morphologie des Scenedesmus; Természetrajzi Füzetek d. ung. Nationalmuseums, 1892, Heft 3.

Frenzel, Joh., Über Bau und Tätigkeit des Verdauungskanals der Larve des Tenebrio molitor mit Berücksichtigung anderer Arthropoden; Berliner Entomologische Zeitschrift, 26. Bd., 1882.

—, —, Über die Mitteldarmdrüse der Crustaceen; Mitteil. d. zoolog. Station Neapel, 5. Bd., 1884.

—, —, Einiges über den Mitteldarm der Insekten sowie über Epithelregeneration; Archiv f. mikroskopische Anatomie, 26. Bd., 1886.

Fries, E., Über die cytologischen Verhältnisse bei der Sporenbildung von Nidularia; Zeitschr. f. Botanik, 1911, S. 145.

Fritsch, Untersuchungen über das Vorkommen von Kautschuk bei den Hippocratazeen, verbunden mit einer anat. system. Untersuchung von Blatt und Achse bei derselben Familie; Bot. Centralblatt, Beihefte, 11. Bd., 1901, S. 283.

—, Untersuchungen über den Bau und die Innervierung des Dentins; Archiv f. mikroskopische Anatomie, 84. Bd., 1. Abt., 1914.

Fund, A comparative study of the cytology and movements of the Cyanophyceae; Contributions from the Botanical Laboratory of the University of Pensilvania, Philadelphia 1904.

Fünfstück und Braun, Zur Mikrochemie der Droseraceen; Bericht d. Deutschen Botan. Gesellschaft, 1916, S. 160.

Fürbringer, P., Über das Gewebe des Kopfknorpels der Cephalopoden; Morphologisches Jahrb., 3. Bd., 1877, S. 453.

—, —, Untersuchungen über die Herkunft u. klinische Bedeutung der sogen. Spermakristalle usw.; Zeitschr. f. klinische Medizin, 3. Bd., 1881.

—, —, Über die Herkunft u. klinische Bedeutung der sogen. Spermakristalle; Centralblatt f. die mediz. Wissenschaften, 19. Bd., 1881.

—, —, Über Prostatafunktion und ihre Beziehung zur Potentia generandi der Männer; Berliner klinische Wochenschrift, Nr. 23, 1886.

—, —, Die Störungen der Geschlechtsfunktionen des Mannes; Nothnagels Spezielle Pathologie u. Therapie, Wien, 19. Bd., 3, 1895.

—, —, Zur Kenntnis der Kristallbildungen im Genitalsystem des Mannes; Deutsche mediz. Wochenschrift, 22. Bd., 1896.

—, —, „Prostatorrhoe", „Samenverluste" und „Sterilität des Mannes"; Artikel in Eulenburgs Real-Encyklopädie.

—, —, Gegenbaur's Lehrbuch der Anatomie des Menschen; 1. Bd., 8. Aufl., 1909.

Fürth, O., Vergleichende chemische Physiologie der niederen Tiere; Jena 1903.

Gaidukow, N., Dunkelfeldbeleuchtung und Ultramikroskopie in Biologie und Medizin; 1910.

GALTON, A Theory of Heridity; Contemporary Review, 1875.
GARDINER, Open Communication between the Cells in the Pulvinus of Mimosa pudica; Quaterly Journal of Microscopical Science for Oktober 1882.
—, On the continuity of the Protoplasm through the Walls of Vegetable Cell; Philos. Transact. of the Roy. Soc., Vol. 174, 1883, S. 817.
—, On the constitution of the cell- wall and middle lamella; Proc. Cambridge philosoph. Society, Vol. V, p. II, 1884, S. 87.
—, On the Continuity of the Protoplasm through the Wall of Vegetable Cells; Arbeiten des Botanischen Instituts in Würzburg, 3. Bd. (erschienen 1888), Heft 1, 1884a.
—, On the Continuity of the Protoplasm through the Wall of Vegetable Cells; Proc. Roy. Soc. December 20, 1884b. (Ich habe die Originalarbeit, welche nach GARDINER 1882, S. 858 an diesem Ort stehen soll, dort nicht finden können.)
—, On the phenomena accompanying stimulation in the gland-cells of Drosera dichotoma; Proc. Roy. Soc., Vol. 39, 1885, S. 229.
—, The histology of the Cell Wall, with special reference to the Mode of Connection of Cells; Proc. of the Royal Society of London, Bd. 62, 1898, S. 102.
—, Methods for the Demonstration of „Connecting Threads" in the Cell Wall; Proc. of the Cambridge philosophical Society, Vol. IX, 1898, S. 504.
—, The Genesis and Development of the Wall and Connecting Threads in the Plant Cell; Proc. of the Royal Society, Bd. LXVI, 1900, S. 186.
—, Studies on Growth and Celldivision in the Root of Vicia Faba; Contributions from the Botanical Laboratory, University of Pensylvania, 2, 1901.
GARTEN, Die Interzellularbrücken der Epithelien und ihre Funktion; Archiv f. Anatomie und Physiologie, 1895, S. 401.
GARJEANNE, ANTON J. M., Die Ölkörper der Jungermanniales; Flora, 92. Bd., 1903, S. 457.
—, Über die Mykorrhiza der Lebermoose; Beih. bot. Centralbl., Bd. 15, Heft 3, 1903.
GATIN-GRUZEWSKA, Die Wanderung des Glykogens unter dem Einfluß des elektrischen Stromes; Pflügers Archiv f. die gesamte Physiologie, 103. Bd., 1904, S. 287.
—, Das Molekulargewicht des Glykogens; Archiv f. die gesamte Physiologie von Pflüger, 103. Bd., 1904, S. 282.
—, Das reine Glykogen; Pflügers Archiv f. die gesamte Physiologie, 120. Bd., 1904b, S. 569.
—, Sur la composition du grain d'amidon; Compt. rend., 146. Bd., Januar bis Juni, 1908, S. 540.
GAUPP, Ecker's und Wiedersheim's Anatomie des Frosches; Braunschweig, 3. Abt., 2. Aufl., 1904.
GEGENBAUR, Untersuchungen über Pteropoden und Heteropoden, Leipzig 1855.
GEGENBAUR'S Lehrbuch der Anatomie des Menschen; 8. Aufl., 1. Bd., 1909, bearbeitet von FÜRBRINGER.
GEORGEVITCH, PETER, Zur Nukleolusfrage; Beihefte zum botan. Zentralblatt, 23. Bd., 1. Abt., 1908, S. 45.
GERBER, Localisation des ferments protéoliques dans la Vasconella quercifolia; Comptes rendus, 149. Bd., Juli bis Dezember 1909, S. 737.
—, Les diastases du latex du Murier à papier; Comptes rendus, 152. Bd., Januar bis Juni 1911, S. 1611.
—, Caseáse et trypsine du latex de Ficus carica et de Broussonetia papyrifera; Bull. soc. bot. France, 1913.
—, Comparaison des diastases hydrolysantes du latex de Maclura aurantiaca avec celles de Ficus Carica et de Broussonetia papyrifera; Comptes rendus, 156. Bd., Mai 1913, S. 1573.
— et GUIOL, Extraction et essai des pancréatines du Figuier et du Murier à papier; Bull. de la soc. bot. de France, 59. Bd., 1912, S. 25.
GERTZ, OTTO, Studier ofver Anthocyan; Lund 1906.
—, —, Nyer iakttagelser öfver anthocyankropper; Svensk Botanisk Tidskrift, 8. Bd., Heft 4, 1914, S. 405.
—, —, Makrokemiska ägghviteprof a blad; Separat ur Botan. Notiser, Lund 1917.
GÉZA ZEMPLÉN, Stärke, Dextrine, Kohlehydrate der Inulingruppe usw.; Biochemisches Handlexikon, Berlin, 2. Bd., 1911, S. 114.
GICKLHORN, Über das Vorkommen spindelförmiger Eiweißkörper bei Opuntia; Österr. bot. Zeitschr., Jahrg. 63, 1913, S. 8.

Gierke, Das Glykogen in der Morphologie des Zellstoffwechsels; Ziegler's Beiträge zur patholog. Anatomie, 37. Bd., 1905, S. 502.
Giessler, Die Lokalisation der Oxalsäure in der Pflanze; Jenaische Zeitschr. f. Naturwissenschaften, 1893, S. 344.
Gildemeister und Hoffmann, Die ätherischen Öle; Leipzig, 1. Bd., 1910; 2. Bd., 1913; 3. Bd., 1916.
Gilio-Tos, I mitochondrii nelle cellule seminali maschili di „Pamphagus marmoratus" Burm; Biologica, Vol. II, 1909, Nr. 4.
Gill, Mc. Caroline, The structure of smooth muscle of the intestine in the contracted condition; The American Journal of Anatomy, Vol. 9, 1909.
Gilson, On the affinity of nuclein for iron and other substances; Report of the British Association for the advancement of Science, 1892, S. 778.
Glikin, Chemie der Fette, Lipoide und Wachsarten; Borntraeger, 1. Bd., 1912; 2. Bd., 1913.
Godfrin, Anatomie comparée des cotylédons; Annales des sciences naturelles, 19. Bd., 1884.
Godlewski, E., Ist das Assimilationsprodukt der Musaceen Öl oder Stärke?; Flora, 1877, S. 215.
—, E., Untersuchungen über die Bastardierung der Echiniden- und Crinoidenfamilie. In Archiv f. Entwicklungsmechanik, 20. Bd., 1906.
Goeppert und Cohn, Über die Rotation des Zellinhaltes in Nitella flexilis; Botanische Zeitung, 1849, S. 665.
Gohlke, Kurt, Die Brauchbarkeit der Serum-Diagnostik für den Nachweis zweifelhafter Verwandtschaftsverhältnisse im Pflanzenreich; Stuttgart und Berlin 1913.
Goldschmidt, Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebszellen; Zoolog. Jahrb., anat. Abt., 1904.
Golenkin, Algologische Notizen; Ref. Zeitschrift f. Mikroskopie, 11. Bd., 1894, S. 533.
Goris, Recherches microchimiques sur quelques glycosides et quelques tannins végétaux; Dissert., Paris 1903.
Goroschankin, Zur Kenntnis der Korpuskula bei den Gymnospermen; Botanische Zeitung, 1883, S. 825.
—, Über den Befruchtungs-Prozeß bei Pinus Pumilio; Straßburg, 24. August 1883.
—, Beiträge zur Kenntnis der Morphologie und Systematik der Chlamydomonaden, I. Chlamydomonas Braunii; Bullet. d. l. Soc. Impér. d. Natural. de Moscou., 1890, Nr. 3.
Griggs, F., The development and cytology of Rhodochytrium; The bot. Gazette, 1912, S. 127.
Grimme, Arnold, Die wichtigsten Methoden der Bakterienfärbung in ihrer Wirkung auf die Membran, den Protoplasten und die Einschlüsse der Bakterienzelle; Marburger Dissertation, 1902.
Gris, A., Recherches microscopiques sur la chlorophylle; Annales des sciences naturelles 4. Série, Botanique, 7. Bd., 1857, S. 179.
—, —, Recherches anatomiques et physiologiques sur la germination; Annales des sciences naturelles, 2. Bd., 1864, S. 5.
Groom, Percy, The aleurone-layer of the seed of grasses; Ann. of Bot., 1893, S. 387.
Grossmann, H., Fette, Öle, Seifen; Handwörterbuch der Naturwissenschaften, Jena, Fischer, 3. Bd., 1913, S. 1033.
Gruber, A., Über künstliche Teilung bei Infusorien; Biologisches Zentralblatt 4. Bd., 1885, S. 717. (Kurze Mitteilung.)
—, —, Über künstliche Teilung bei Infusorien; Biologisches Zentralblatt, 5. Bd. 1885—1886, S. 137. (Kurze Mitteilung.)
—, —, Beiträge zur Kenntnis der Physiologie und Biologie der Protozoen; Berichte der naturforschenden Gesellschaft zu Freiburg i. B., 1. Bd., 1886, S. (33).
—, —, Mikroskopische Vivisektion; Berichte der naturforschenden Gesellschaft zu Freiburg i. B., 7. Bd., 1893, S. (47).
—, Karl, Biologische und experimentelle Untersuchungen an Amoeba proteus; Archiv f. Protistenkunde, 25. Bd., 1912, S. 316.
Grützner, Die glatten Muskeln, Ergebnisse der Physiologie, 3. Jahrg., 1904.
Gruzewska, Me. Z., Contribution à l'étude de l'amidon. I. L'amylose et l'amylopectine. La séparation des deux constituants du grain d'amidon et leur principaux caractères; Journal de Physiol. et de Patholog. gén., 40. Bd., 1912, S. 7.

Guillermond, Recherches sur la structure de quelques Champignons inférieures C. R. de l'Ac. des Sciences 1901.

—, Recherches histologiques sur la sporulation des Levures C. R. de l'Ac. des Sciences 1901a.

—, Recherches cytologiques sur les Levures et quelques Moisissures à formes levures. Thèse de doctoras ès sciences de L'Université de Paris, 1902.

—, Contribution à l'étude de l'épiplasme des Ascomycètes et recherches sur les corpuscules métachromatiques des Champignons; Annales mycologici, 1. Bd., Nr. 3, 1903.

—, Contribution à l'étude de l'épiplasme des Ascomycétes; Compt. rend., Paris 1903a, 26. janv., S. 253.

—, Nouvelles recherches sur l'épiplasme des Ascomycètes; Compt. rend., Paris 1903b, 15. juin.

—, Le grain d'aleurone des Graminées; C. R. de la Soc. de Biologie de Paris, 63. Bd., 1907, S. 216.

—, Remarque sur la structure du grain d'aleurone des Graminées; C. R. de l'Ac. des Sciences, 1907 a.

—, Recherches cytologiques sur la germination des graines de quelques Graminées et contribution à l'étude des graines d'aleurone; Archives d'anatomie microscopiques, 10. Bd., 1908, S. 141.

—, Sur l'origine des leucoplastes et sur les processus cytologiques de l'élaboration de l'amidon dans le tubercule de pomme de terre; Compt. rend., 153. Bd., 1911, S. 1492.

—, Sur les mitochondries des cellules végétales; Compt. rend., 153. Bd., 1911a, S. 199.

—, Sur les formation des chloroleucites aux dépens des mitochondries; Compt. rend., Bd. 153, p. 298, séance du 24. juillet 1911b.

—, Sur les leucoplastes de Phajus grandifolius et leur identification avec les mitochondries; Compt. rend., 154. Bd., 29. janvier 1912a, S. 286.

—, Nouvelles remarques sur l'origine des Chloroleucites; Comptes rendus des séances de la Société de Biologie, 72. Bd., 20. janvier 1912b, S. 86.

—, Quelques remarques nouvelles sur le mode de formation de l'amidon dans la cellule végétale; Comptes rendus des séances de la Société de Biologie, 72. Bd., S. 276, 1912c.

—, Sur le mode de formation des chloroleucites dans les bourgeons des plantes adultes; Comptes rendus des séances de la Société de Biologie, 72. Bd., 1912d, S. 459.

—, Sur les mitochondries des organes sexuels des végétaux; Compt. rend., 154. Bd., April 1912e, S. 888.

—, Mitochondries et plastes végétaux; Comptes rendus des séances de la Société de Biologie, 73. Bd., Juli 1912f, S. 7.

—, Sur les différentes modes de la formation des leucoplastes; Comptes rendus des séances de la Société de Biologie, 73. Bd., Juli 1912g, S. 110.

—, Sur la formation de l'anthocyane au sein des mitochondries; Compt. rend., 156. Bd., 1912h, S. 1924.

—, Recherches cyt. sur le mode de formation de l'amidon et sur les plastes des végétaux (leuco-, chromo- et chloroplastes). Contribution à l'étude des mitochondries des cellules végétales; Arch. d'anatomie microscopique 1912 i.

—, Sur les mitochondries des Champignons; Comptes rendus de la Société de Biologie, 64. Bd., 1913 a, S. 618.

—, Sur l'étude vitale du Chondriome de l'épiderme des pétules d'Iris germanica et de son évolution en leuco- et chromoplastes; Compt. rend. Soc. Biol., 74. Bd., 1913 b, S. 1280.

—, Nouvelles observations sur le chondriome des Champignons; Compt. rend., 156. Bd., 1913 c, S. 1781.

—, Sur le rôle du chondriome dans l'élaboration des produits de réserve des Champignons; Compt. rend., 157. Bd., 1913 d, S. 63.

—, Nouvelles recherches cytologiques sur la formation des pigments anthocyaniques; Compt. rend., 157. Bd., 1913 e, S. 1000.

—, Nouvelles recherches cytologiques sur la formation des pigments anthocyaniques; C. R. Acad. des Sciences, novembre 1913 f.

—, Quelques remarques nouvelles sur la formation des pigments anthocyaniques au sein des mitochondries; A propos d'une nôte récente de M. Pensa; C. R. de Biol., décembre 1913 g.

Guillermond, Nouvelles observations sur le chondriome des Champignons; Compt. rend., 156. Bd., 1913 h, S. 1781.
—, Sur la formation de l'anthocyane au sein de mitochondries; Compt. rend., 156. Bd., 1913 i, S. 1924.
—, Bemerkungen über die Mitochondrien der vegetativen Zellen und ihre Verwandlung in Plastiden. Eine Antwort auf einige Einwürfe. Berichte der Deutschen botanischen Gesellschaft, 32. Bd., 1914, S. 282.
—, Recherches cytologiques sur la formation des pigments anthocyaniques. Nouvelle contribution à l'étude des Mitochondries; Extrait de la Revue générale de Botanique, 25. Bd., 1914a, S. 295.
—, Recherches sur le chondriome chez les champignons et les algues III. Contribution à l'étude des mitochondries; Rev. génér. bot., 29. Bd., 1915. S. 271 u. 297.
— et Beauverie, Caractères histochimiques des globoides; C. R. de la Soc. de Biol., Paris, 64. Bd., 1908, S. 482.
— et Mavas, Caractères histochimiques des granulations des Mastzellen et rapport de ces corps avec la volutine des protistes; Comptes rendus hebdomadaires des séances et mémoires de la Société de Biologie, Paris 1908, S. 307.
Gurwitsch, Alexander, Morphologie und Biologie der Zellen; Jena 1904.
—, —, Vorlesungen über allgemeine Histologie; Jena 1913.
Guttenberg, H. v., Zur Entwicklungsgeschichte der Kristallzellen im Blatt von Citrus; Sitz. Ber. d. kais. Akad. d. Wiss. Wien, Math. naturw. Kl., Bd. 111, Abt. I, 1902, S. 855.
Haacke, Gestaltung und Vererbung; 1893.
—, Die Vererbung erworbener Eigenschaften; Biolog. Zentralblatt, 14, 1894.
—, Grundriß der Entwicklungsmechanik; Leipzig 1897.
Haberlandt, Vergleichende Anatomie des assimilatorischen Gewebesystems der Pflanzen; Jahrb. f. wissensch. Botanik, 13. Bd., 1882, S. 74.
—, Die Kleberschicht des Gras-Endosperms als Diastase ausscheidendes Drüsengewebe; Berichte der Deutschen botanischen Gesellschaft, 8. Bd., 1890, S. 40.
—, Physiologische Pflanzenanatomie, II. Aufl., 1896, IV. Aufl., 1909, V. Aufl. 1918.
Häcker, Valentin, Das Keimbläschen, seine Elemente und Lageveränderungen. I. Über die biologische Bedeutung des Keimbläschensstadiums und über die Bildung der Vierergruppen; Archiv f. mikroskopische Anatomie, 41. Bd., 1893, S. 452.
—, —, Das Keimbläschen, seine Elemente und Lageveränderung. II. Über die Funktion des Hauptnukleolus und über das Aufsteigen der Keimbläschen; Archiv f. mikroskopische Anatomie, 42. Bd., 1893, S. 279.
—, —, Praxis und Theorie der Zellen- und Befruchtungslehre; Jena, Gustav Fischer, 1899.
Hadži, J., Über intranucleäre Kristallbildung bei Tubularia; Zool. Anz., 31. Bd. 1907.
Haeckel, Die Perigenesis der Plastidule oder die Wellenerzeugung der Lebensteilchen; Berlin 1876.
Hagen, F., Zur Physiologie des Spaltöffnungsapparates; Beiträge zur Allgemeinen Botanik, 1. Bd., 1916, S. 261.
Halliburton, The proteids of Kidney- and Livercells; The Journal of Physiology, Vol. XIII, Cambridge 1892, S. 806.
—, Lehrbuch der chemischen Physiologie und Pathologie; Heidelberg 1893.
Hamburger, Zur Kenntnis der Dunaliella salina und einer Amöbe aus Salinenwasser von Cagliari; Archiv f. Protistenkunde, 6. Bd., 1905, S. 111.
Hammar, Über allgemein vorkommende primäre Protoplasmaverbindung zwischen den Blastomeren; Archiv f. mikroskopische Anatomie, 47. Bd., 1896.
—, Über einen primären Zusammenhang zwischen den Furchungszellen des Seeigeleies; Archiv f. mikroskopische Anatomie und Entwicklungsgeschichte 47. Bd., 1896, S. 14.
—, Über eine allgemein vorkommende Protoplasmaverbindung; Archiv f. mikroskopische Anatomie, 49. Bd., 1897.
Hammarsten, Lehrbuch der physiologischen Chemie; Wiesbaden 1914, 8. Aufl.
Hansemann, D., Über die sogen. Zwischenzellen des Hodens und deren Bedeutung bei path. Veränderungen. Virchwo's Arch. f. path. Anat. u. Physiol. u. klin. Medizin, Bd. 142, 1895.
Hansen, A., Über Stoffbildung bei den Meeresalgen; Mitteil. aus der Zoolog. Station zu Neapel, 11. Bd., 1895, S. 255.

Hansen, C. C., Über die Genese einiger Bindegewebsgrundsubstanzen; Anatomischer Anzeiger, 16. Bd., 1899, S. 417.
—, Untersuchungen über die Gruppe der Bindesubstanzen. I. Der Hyalinknorpel; Anatomische Hefte, 27. Bd., 1905, S. 538.
Hanstein, Über die Organe der Harz- und Schleimabsonderung in den Laubknospen; Botanische Zeitung, 1868, S. 697.
—, Das Protoplasma als Träger der pflanzlichen und tierischen Lebensverrichtungen, Heidelberg 1880 a.
—, Einige Züge aus der Biologie des Protoplasmas, Bonn 1880b; Botanische Abhandlungen aus dem Gebiete der Morphologie und Physiologie, 4. Bd., 2. Heft.
Harder und Young, Journ. Chem. Soc., 101. Bd., 1912, S. 1928.
Hardy, Über den Mechanismus der Erstarrung in umkehrbaren Kolloidsystemen; Zeitschr. f. physikalische Chemie, 33. Bd., 1900. S. 326.
Harper, Beitrag zur Kenntnis der Kernteilung und Sporenbildung im Askus; Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, 13. Bd., 1895, S. (67).
—, Kernteilung und freie Zellbildung im Askus; Jahrb. f. wissensch. Botanik, 30. Bd., 1897, S. 249.
Hartig, Über Klebermehl; Botanische Zeitung, 1855, S. 881.
—, Weitere Mitteilungen das Klebermehl betreffend; Botanische Zeitung, 1856. S. 257.
—, Entwicklungsgeschichte des Pflanzenkeims; Leipzig 1858.
Hartmann, Adele, Zur Entwicklung des Bindegewebsknochens; Archiv f. mikroskopische Anatomie, 76. Bd., 1910, S. 253.
Hartwich und Uhlmann, Über den Nachweis fetter Öle durch mikrochemische Verseifung; Archiv d. Pharmazie, 240. Bd., 1903, S. 111.
Harvey-Gibson, Pharm. Journal, 88. Bd., 1912, S. 91.
Harz, C. O., Amylum, Amylodextrin und Erythrodextrin in ihrem Verhalten gegen Chromsäure; Beihefte zum Botanischen Zentralblatt, 19. Bd., 1906, S. 45.
Hatai, A note on the Significance of the Form and Contents of Nucleus in the Spinal Ganglion of the White Rat; Journ. Comp. Neurol., Bd. XIV, 1904.
Hatschek, Hypothese der organischen Vererbung, Leipzig 1905.
Hauptfleisch, Untersuchungen über die Störung des Protoplasmas in behäuteten Zellen; Jahrb. f. wissensch. Botanik, 24. Bd., 1892.
—, Astreptonema longispora n. g. n. sp., eine neue Saprolegniacee; Bericht der Deutschen botanischen Gesellschaft, 1895, S. 83.
Heffter, Handbuch der experim. Pharmakologie, Spamer, Leipzig: Führer, Organische Farbstoffe, 1917. Es lag mir 1917 nur die Korrektur des Artikels vor. Wann das Werk erscheint, kann man noch nicht wissen.
—, Technologie der Fette und Öle; Berlin, 2. Bd., 1906—1908.
Hegler, Untersuchungen über die Organisation der Phykochromazeenzelle; Pringsheims Jahrbücher f. wissensch. Botanik, 36. Bd., 1891.
Heidenhain, M., Mikroskopische Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Nieren; Archiv f. mikroskopische Anatomie, herausgeg. von Max Schultze, 10. Bd., 1874, S. 1.
—, Beiträge zur Histologie und Physiologie der Dünndarmschleimhaut; Pflügers Archiv f. Physiologie, 43. Bd., Supplementheft, 1888, S. 1.
—, Über Kern- und Protoplasma; Festschrift f. Kölliker, Engelmann, Leipzig 1892.
—, Über das Vorkommen von Interzellularbrücken zwischen glatten Muskelzellen und Epithelzellen des äußeren Keimblattes und deren theoretische Bedeutung; Anatomischer Anzeiger, 8. Jahrg., 1893, S. 404.
—, Noch einmal über die Darstellung der Zentralkörper durch Eisenhämatoxylin nebst einigen allgemeinen Bemerkungen über die Hämatoxylinfarben; Zeitschrift f. wissensch. Mikroskopie, 13. Bd., 1896.
—, Struktur der kontraktilen Materie; Ergeb. der Anatomie und Entwicklungsgeschichte (Merkel u. Bonnet), 10. Bd., 1900, S. 115.
—, Über chemische Umsetzungen zwischen Eiweißkörper und Anilinfarben; Archiv f. die gesamte Physiologie, 90. Bd., 1902, S. 115.
—, Plasma und Zelle. 1. Abt.: Allgemeine Anatomie der lebenden Masse; 1. Lieferung: Die Grundlagen der mikroskopischen Anatomie. Die Kerne, die Centren und die Granulalehre, Jena 1907; 2. Lieferung 1911.
Heilbronn, Über Plasmaströmungen und deren Beziehung zur Bewegung umlagerungsfähiger Stärke; Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, 30. Bd., 1912, S. 142.
—, Zustand des Plasmas und Reizbarkeit, ein Beitrag zur Physiologie der lebenden Substanz; Jahrbücher f. wissensch. Botanik, 54. Bd., 1914, S. 357.

Heine, Über die physiologische Funktion der Stärkescheide; Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, 1885, S. 189.
—, Die Mikrochemie der Mitose, zugleich eine Kritik mikrochemischer Methoden; Zeitschr. f. physiologische Chemie, 21. Bd., 1895/96, S. 494.
Heinricher, E., Über Eiweißstoffe führende Idioblasten bei einigen Kruziferen; Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, 1884, S. 463.
—, Über massenhaftes Auftreten von Proteinkristallen in Laubtrieben der Kartoffelpflanze; Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, 9. Bd., 1891, S. 287.
—, Biologische Studien an der Gattung Lathraea; Sitzungsb. d. k. Akademie der Wissenschaften in Wien; Math. naturw. Klasse, 101. Bd., 1. Abteil., 1892, S. 42.
—, Über die Art des Vorkommens von Eiweißkristallen bei Lathraea und die Verbreitung derselben in ihren Organen und deren Geweben; Jahrb. f. wissenschaftl. Botanik, 35. Bd., 1900, S. 28.
—, Zur Biologie von Nepenthes; Ann. d. jardin de Buitenzorg, 5. Bd., 1906, sér. 2, S. 282.
Heinze, Über die Bildung und Wiederverarbeitung von Glykogen durch niedere pflanzliche Organismen; Centralbl f. Bakteriologie II. Abteil., 12. Bd., 1904, S. 43.
Heinzerling, Otto, Der Bau der Diatomeenzelle; Arbeit aus dem botanischen Institut der Universität Marburg; Stuttgart, 69. Heft der Bibliotheca botanica, 1908.
Heitzmann, Mikroskopische Morphologie des Tierkörpers im gesunden und kranken Zustande; Wien 1883.
Henckel, Über den Bau der vegetativen Organe von Cystoclonium purpurescens; Kutz. Nyt Magazin f. Naturvidenskab., 39. Bd., 1901, S. 355.
Henneberg, Das Bindegewebe in der glatten Muskulatur und die sogenannten Interzellularbrücken; Anatomische Hefte, 14. Bd., 1900, S. 301.
—, Über das „Volutin" oder die „metachromatischen Körperchen" in der Hefezelle; Wochenschrift f. Brauerei, 32. Bd., 1915, S. 301.
Henneguy, Leçons sur la Cellule; Paris 1896, S. 442.
—, Les Insectes, morphologie, reproduction, embryogénie. Masson, édit., Paris 1904.
Herrick, Movements of the Nucleolus through the Action of Gravity; Anatomischer Anzeiger, 10. Bd., 1895, S. 337.
Herrmann, Nachweisung einiger organischer Verbindungen in den vegetabilischen Geweben, Dissertation; Leipzig 1876.
Herse, Beiträge zur Kenntnis der histologischen Erscheinungen bei der Veredlung der Obstbäume; Landwirtschaftliche Jahrbücher, 37. Bd., Ergänzungsband IV, 1908, S. 71.
Hertwig, Oskar, Allgemeine Biologie; Jena, 4. Aufl., 1912.
—, —, Das Problem der Befruchtung und die Isotropie des Eies, eine Theorie der Vererbung; 1884.
—, Richard, Der Organismus der Radiolarien; Denkschr. d. Med. naturw. Ges., Jena, 2. Bd., 1880.
—, —, Über die Kernteilung, Richtungskörperbildung und Befruchtung von Actinosphaerium Eichhorni; Abhandlungen der mathematischen physikalischen Klasse der Kgl. bayerisch. Akademie der Wissenschaften, 19. Bd., 1899, S. 631.
—, —, Über Encystierung u. Kernvermehrung bei Arcella vulg.; Festschr. f. C. v. Kuppfer, 1899a.
Herweden, van, Über die Natur und die Bedeutung von Volutin in den Hefe-Zellen; Proceedings of the Sect. of Sciences, Koninklijke Akad. v. Wetensch., Amsterdam, 20. Bd., Nr. 1, 1917.
Heuser, Beobachtungen über Zellkernteilung; Botanisches Zentralblatt, 17. Bd., 1884, S. 27.
Hick, On Protoplasmic Continuity in the Florideae; The Journal of Botany, 22. Bd. 1884, S. 33.
Hieronymus, Über Dicranochaete reniformis, eine neue Protococcacee des Süßwassers; Cohns Beiträge zur Biologie der Pflanzen, 5. Bd., 1892, S. 351.
Hill, Arthur, „The distribution and character of connecting threads, in the tissues of Pinus silvestris and other allied species." Proceedings of the Royal Society of London, Vol. 67, 1901a, S. 437, Abstract.
—, —, The distribution and character of „connecting threads" in the tissues of Pinus sylvestris and other allied species; Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Vol. 194, 1901b, S. 83.

Hill, and Gardiner, The distribution and character of „connecting threads" in the tissues of Pinus sylvestris and other allied species; Philosophical Transact. of the Royal Soc. of London, Ser. B, Vol. CXIV, 1901.
Hillhouse, Einige Beobachtungen über den interzellularen Zusammenhang von Protoplasten; Botanisches Zentralblatt, Bd. 14, 1883, S. 89.
Hinze, Untersuchungen über den Bau von Beggiatoa mirabilis Cohn; Wissenschaftl. Meeresuntersuch., Abteil. Kiel, Neue Folge, 6. Bd., 1902.
His, Wilh., Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbeltierleibes. Die erste Entwicklung des Hühnchens im Ei; Leipzig 1868.
—, —, Lecithoblast und Angioblast der Wirbeltiere. Histogenetische Studien. Abhandl. d. Kgl. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch. Math. Phys. Klasse, Leipzig, 26. Bd., 1901, S. 173.
Höber, Rudolf, Physikalische Chemie der Zelle und der Gewebe; Leipzig 1911, 4. Aufl., 1914.
—, — Biochem. Zeitschr., 20. Bd., S. 56, 1909.
Hoehl, Über das Verhältnis des Bindegewebes zur Muskulatur; Anatomischer Anzeiger, 14. Bd., 1898, S. 253.
Hof, Histologische Studien an Vegetationspunkten; Botanisches Zentralblatt, 76. Bd., 1898, S. 65.
Hofer, Bruno, Experimentelle Untersuchungen über den Einfluß des Kernes auf das Protoplasma; Jenaische Zeitschrift f. Naturwissenschaften, 24. Bd., 1890, S. 105. Sonderabdruck hiervon erschienen unter gleichem Titel bei Fischer in Jena 1889.
Hoffmann, R. W., Drüsen; in Handwörterbuch der Naturwissenschaften, Jena, Fischer, 2. Bd., 1912, S. 1143.
Hofmeister, Über die Mechanik der Bewegungen des Protoplasmas; Flora, 1865, S. 7.
—, Die Lehre von der Pflanzenzelle; Handbuch der physiol. Botanik, 1. Bd., 1. Abteil., 1867.
—, Handbuch der physiologischen Botanik, 2. Bd., 1866.
Höhnel, Über den Kork und verkorkte Gewebe überhaupt; Sitzungsber. d. Akad. d. Wissensch. Wien, Math. Naturw. Klasse, 65. Bd., 1. Abt., Jahrg. 1877, S. 507.
—, Anatomische Untersuchungen über einige Sekretionsorgane der Pflanzen; Sitzungsber. d. Akad. d. Wissensch. Wien, Math. Naturw. Klasse, 84. Bd., 1881, S. 565.
—, P., Über die Art des Auftretens einiger vegetabilischer Rohstoffe in den Stammpflanzen; Sitzungsber. d. Kais. Akad. d. Wissensch. Wien, 89. Bd., 1884, S. 6.
Holl, M., Über die Reifung der Eizelle bei den Säugetieren; Sitzungsber. d. Kais. Akad. d. Wissensch. Wien, Math. Naturw. Klasse, 3. Abt., 102. Bd., 1893.
Holle, Beiträge zur näheren Kenntnis der Proteïnkörner im Samen der Gewächse; Neues Jahrbuch f. Pharmazie, 10. Bd., 1858, S. 1.
—, Kristallisierte Weißkerne im Samen von Sisymbrium Alliaria Scop., Capsella bursa-pastoris Mönch. und Vesicaria microcarpa Vis.; Neues Jahrbuch f. Pharmazie, 11. Bd., 1859, S. 338.
—, Über die Assimilationstätigkeit von Strelitzia Reginae Flora 1877, S. 113.
Holmgren, Weitere Mitteilungen über den Bau der Nervenzellen; Anatomischer Anzeiger, 16. Bd., 1899.
—, Zur Kenntnis der zylindrischen Epithelzellen; Archiv f. mikroskopische Anatomie, 65. Bd., 1905.
—, Über die Trophospongien der quergestreiften Muskelfasern nebst Bemerkungen über den allgemeinen Bau dieser Fasern; Archiv f. mikroskopische Anatomie, 71. Bd., 12. Heft, 1907 (der Band 1908 erschienen), S. 165.
Holthusen, Über den histologischen Nachweis verschiedener Fettarten mit Rücksicht auf das Verhalten des Fettes in Lymphknoten; Zieglers Beiträge zur pathol. Anatomie und zur allgemeinen Pathologie, 1910, S. 595.
Holzner, Über die Kristalle in den Pflanzenzellen; Flora, 1864, S. 273.
Hoppe-Seyler, Über die chemische Zusammensetzung des Eiters; Hoppe-Seyler, Medizinisch-chemische Untersuchungen, Berlin, 4. Heft, 1871, S. 486.
Hoven, Contribution à l'étude et fonctionnement des cellules glandulaires; Arch. f. Zellforsch., Bd. 8, 1912.
—, Du rôle du chondriome dans l'élaboration des produits de sécrétion de la grande mammoire; Anatomischer Anzeiger, 39. Bd., 1911, S. 321.

Hoven, Sur l'histogénèse du système nerveux périphérique et sur le rôle de schondriosomes dans la neurofibrillation; Arch. de biol., 25. Bd., 1910.
Huie, On some protein crystalloids and their probable relation to the nutrition of the pollen-tube; La Cellule, 11. Bd., 1895, S. 83.
Huiskamp, Über die Eiweißkörper der Thymusdrüse; Zeitschr. f. physiologische Chemie, 32. Bd., 1901, S. 145.
Hume, Margaret, On the presence of connecting threads in graft hybrids; The New. Phytologist, Vol. XII, Nr. 6, 1913, S. 216.
Humphrey, Nukleolen und Zentrosomen; Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, 12. Bd., 1894, S. 108.
Ide, Manille, La membrane des cellules des corps muqueux de Malpighi; La Cellule, T. 4, 1888, S. 403.
—, Nouvelles observations sur les cellules epithéliales; La Cellule. 5. Bd., 1889, S. 321.
Ikeno, On the behaviour of the nuclei during the conjugation of Zygnema; The Botan. Magazine, 5. Bd., 8, Nr. 87, 1894.
—, Untersuchungen über die Entwicklung der Geschlechtsorgane und den Vorgang der Befruchtung bei Cycas revoluta; Jahrbuch f. wissensch. Botanik, 32. Bd., 1898, S. 562.
Inagagi, Zur Kenntnis der Eiweißkristallisation; Verh. d. physik. med. Gesellsch., N. F. 38. Bd., 1906.
Irmscher, Edgar, Über die Resistenz der Laubmoose gegen Austrocknen und Kälte; Pringsheims Jahrbücher f. wissensch. Botanik, 50. Bd., 1912, S. 387.
Istvánffi, Resultate der wissenschaftlichen Erforschung des Balatonsees; Wien 1898.
Janosik, Über die Struktur der Säugetierzelle; Czechisch. Akad. d. Wissensch., Prag 1893.
Janssens, van de Putte et Helsmortel, Les chondriosomes dans les Champignons; La Cellule, 28. Bd., 1912, S. 447 (Manuscrit déposé le 15. avril 1913).
Jentys, E., Sur la nature chimique et la structure de l'amidon; Extrait du Bulletin des Sciences de Cracovie, classe de Sciences mathematiques et natur. 1907, S. 203.
Johow, Untersuchungen über den Zellkern in den Sekretbehältern und Parenchymzellen der höheren Monokotyledonen; Inaug. Dissert., Bonn 1880.
—, Die Zellkerne von Chara foetida; Botanische Zeitung, 39. Jahrg., 1881, S. 729.
Jolles, Chemie der Fette, Straßburg, Trübner, 1912.
Jörgensen, Max, Zur Entwicklungsgeschichte des Eierstockes von Proteus anguineus (Grottenolm); Festschrift zum 60. Geburtstag Richard Hertwigs, Jena 1910, S. 441.
—, —, Zellstudien I., Morphologische Beiträge zum Problem des Eiwachstums; Archiv f. Zellforschung, 10. Bd., 1913, S. 1.
—, —, Beitrag zur Lehre vom Chromidialapparat nach Untersuchungen an Drüsenzellen von Piscicola; Archiv f. Zellforschung, 10. Bd., 1913a, S. 167.
—, —, Die Ei- und Nährzelle von Piscicola; Archiv f. Zellforschung, 10. Bd., 1913b, S. 127.
Jost, Über einige Eigentümlichkeiten des Kambiums unserer Bäume; Botanische Zeitung, 1. Abt., 1901, S. 8.
Kallen, Verhalten des Protoplasmas in den Geweben von Urtica urens; Flora, 85. Jahrg., 1882, S. 65.
Kanitz, Das Protoplasma als chemisches System; Handbuch der Biochemie des Menschen und der Tiere, herausgeg. von Carl Oppenheimer, Jena, 2. Bd., 1. Hälfte, 1910, S. 213.
Karsten, Über Beziehungen der Nukleolen zu den Zentrosomen bei Psilotum triquetrum; Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, 11. Bd., 1894, S. 555.
—, Die Diatomeen der Kieler Bucht; Wissensch. Meeresuntersuchungen, herausg. v. d. Kommission in Kiel, N. F., 4. Bd., 1899, S. 23.
—, Die Entwicklung der Zygoten von Spirogyra jugalis Ktzg.; Flora, 99. Bd., 1909, S. 1.
Karwicka, Über das physikalische Verhalten und das physiologische Vorkommen der doppeltbrechenden Lipoide; Zieglers Beiträge z. pathol. Anatomie, 50. Bd., 1911, S. 437.
Kasarinoff, Vergleichende Untersuchungen zur Histologie der Lipoide; Zieglers Beiträge z. pathol. Anatomie u. z. allgem. Pathologie, 49. Bd., 1910, S. 490.
Katz, Die regulatorische Bildung von Diastase durch Pilze; Jahrbücher f. wissensch. Botanik, 31. Bd., 1898, S. 599.

Kaufmann, Hans, Über den Entwicklungsvorgang von Cylindrocystis; Zeitschr. f. Botanik; 6. Jahrg., 1914, S. 721.
Keinath, Über den mikroskopischen Nachweis von Fett in normalen Muskeln. Dissert., Tübingen 1904.
Kemnitz, G. v., Die Morphologie des Stoffwechsels bei Ascaris lumbricoides; Archiv f. Zellforschung, 7. Bd., 1912, S. 463.
—, —, Eibildung, Eireifung, Samenreifung und Befruchtung von Brachycoelium salamandrae; Archiv f. Zellforschung, 10. Bd., 1913, S. 471.
Keuten, Die Kernteilung von Euglena viridis Ehrenb.; Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, 60. Bd., 1895, S. 214.
Kiehn, Die Nukleolen von Galtonia candicans; Dissert., Marburg 1917.
King, H. D., The oögenesis of Bufo lentiginosus; Journal of Morph., 19. Bd., 1908.
Kienitz-Gerloff, Die Protoplasmaverbindungen zwischen benachbarten Gewebselementen in der Pflanze; Botanische Zeitung, 1891, S. 1.
—, Sitzungsbericht der Deutschen Botanischen Gesellschaft vom 30. Nov. 1900; Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, 1900, S. 397.
—, Neue Studien über Plasmodesmen; Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, 20. Bd., 1902, S. 93.
Klaatsch, Die Interzellularstruktur an der Keimblase des Amphioxus; Sitzungsber. d. Kgl. preuß. Akademie der Wissenschaften zu Berlin, 2. Halbband, 1898, S. 800.
Klebahn, Studien über Zygoten I; Die Keimung von Closterium und Cosmarium; Jahrb. f. wissensch. Botanik; 22. Bd., 1891, S. 415.
—, Studien über Zygoten II. Die Befruchtung von Oedogonium Boscii; Jahrb. f. wissensch. Botanik, 24. Bd., 1892, S. 244.
Klebs, Georg, Über Form und Wesen der pflanzlichen Protoplasmabewegung; Biologisches Zentralblatt, 1881—82, S. 481.
—, Über die neueren Forschungen der Plasmaverbindungen benachbarter Zellen; Botanische Zeitung, 1884, S. 443.
—, Über die Bildung der Fortpflanzungszellen bei Hydrodictyon utriculatum; Botanische Zeitung, 49. Bd., 1891, S. 789.
—, Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen; Jena 1896.
—, Willkürliche Entwicklungsänderungen bei Pflanzen; Jena 1903.
Klecki, Experimentelle Untersuchungen über die Zellbrücken in der Darmmuskulatur der Raubtiere; Dissert., Dorpat 1891.
Klein, Julius, Zur Kenntnis des Pilobolus; Pringsheims Jahrbücher, 8. Bd., 1872, S. 305.
—, —, Algologische Mitteilungen; Flora, 35. Jahrg., 1877, S. 289.
—, —, Über Kristalloide in den Zellkernen von Pinguicula und Utricularia; Botan. Centralblatt, 4. Bd., 1880, S. 1401.
—, —, Die Kristalloide der Meeresalgen; Jahrbücher f. wissensch. Botanik, 13. Bd., 1882, S. 23.
—, —, Die Zellkern-Kristalloide von Pinguicula und Utricularia; Pringsheims Jahrbücher, 13. Bd., 1882a, S. 60.
—, —, Pinguicula alpina, als insektenfressende Pflanze und in anatomischer Beziehung; Cohns Beiträge zur Biologie der Pflanzen, 3. Bd., 1883, (2. Heft 1880 herausgegeben), S. 163, Taf. IX u. X.
—, Ludwig, Morphologische und biologische Studien über die Gattung Volvox. Pringsheims Jahrbücher, 20. Bd., Heft 2, 1889, S. 133.
Klekker, Joh., E. F. af, Studien über die Gerbstoffvakuolen; Bihang till K. Svenska Vet. Akad. Handlingar, 13. Bd., Afd. II, Nr. 8, 1888, S. 1.
Klemm, Paul, Desorganisationserscheinungen der Zelle; Pringsheims Jahrbücher f. wissensch. Botanik, 28. Bd., 1895, S. 627.
Kloss, H., Über Parasiten in den Nieren von Helix; Abh. d. Senkenb. naturf. Gesellschaft, V. 1, S. 189.
Kniep, Über die Bedeutung des Milchsaftes der Pflanzen; Flora, Bd. 94, 1905, S. 129.
—, Beiträge zur Kenntnis der Hymenomyceten III; Zeitschr. f. Botanik, 7. Jahrg., 1915, S. 569.
Kny, Studien über interzellulares Protoplasma I; Berichte der Deutschen Botan. Gesellschaft, 22. Bd., 1904, S. 29.
Koch und Wolffhügel, Mitteilungen a. d. Kaiserl. Gesundheitsamt, 1. Bd., 1881, S. 301.

Koernicke, Über Ortsveränderung von Zellkernen; Sitzungsber. der Niederrhein. Gesellschaft f. Natur- und Heilkunde zu Bonn 1901.
—, Der heutige Stand der pflanzlichen Zellforschung; Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, 21. Bd., 1903, S. (66).
Kohl, T. G., Anatomisch physiol. Untersuchung der Kalksalze und Kieselsäure in der Pflanze; 1889.
—, Zur physiologischen Bedeutung des oxalsauren Kalkes in der Pflanze; Botanisches Zentralblatt, 44. Bd., 1890, S. 337.
—, Protoplasmaverbindungen bei Algen; Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, 1891, S. 9.
—, Die Protoplasmaverbindungen der Spaltöffnungsschließzellen und der Moosblattzellen; Botanisches Zentralblatt, 72. Bd., 1897, S. 257.
—, Dimorphismus der Plasmaverbindungen; Ber. d. d. Bot. Ges., 18. Bd., S. 364, 1900.
—, Untersuchungen über die Raphidenzellen; Botanisches Zentralblatt, 20. Jahrg., 79. Bd. 1899, S. 273.
—, Beiträge zur Kenntnis der Plasmaverbindungen in den Pflanzen; Beihefte z. Botanischen Zentralblatt, 12. Bd., 1902, S. 343.
—, Über die Organisation und Physiologie der Cyanophyceenzelle und die mitotische Teilung ihres Kernes; Jena 1903.
—, Die Hefepilze; Leipzig 1908.
Kolkwitz, Beiträge zur Biologie der Florideen; Wissensch. Meeresuntersuchungen, Neue Folge, 4. Bd., Abt. Helgoland, Heft 1, S. 31.
Kölliker, A., Untersuchungen zur vergleichenden Gewebelehre; Verhandlungen d. physikal.-medizin. Gesellschaft in Würzburg, 8. Bd., 1858.
—, Zur Kenntnis der quergestreiften Muskelfasern; Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, 47. Bd., 1888.
—, Handbuch der Gewebelehre, 6. Aufl., 1888.
—, Handbuch der Gewebelehre des Menschen, 1. Bd., Leipzig 1889, S. 15—16.
Kolmer, W., Über Kristalle in Ganglienzellen; Anatomischer Anzeiger, 25. Bd. 1904.
Kolossow, Über die Struktur des Pleuroperitoneal- und Gefäßepithels (Endothels); Archiv f. mikroskopische Anatomie, 42. Bd., 1893, S. 318.
König, Chemische Zusammensetzung der menschlichen Nahrungs- und Genußmittel; 4. Aufl., 1903.
Korff, Die Analogie in der Entwicklung der Knochen- und Zahnbeingrundsubstanz der Säugetiere nebst kritischen Bemerkungen über die Osteoblasten- und Odontoblastentheorie; Archiv f. mikroskopische Anatomie, 69. Bd., 1906, S. 515.
Korschelt, Beiträge zur Anatomie und Physiologie des Zellkernes; Zoologische Jahrbücher, Abt. Anatomie, 3. Bd., 1889.
—, Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkernes; Zoologische Jahrbücher, Abt. f. Anatomie u. Ontogenie, 4. Bd., 1891.
—, Über Kernteilung, Eireifung und Befruchtung bei Ophryotrocha puerilis; Zeitschrift f. wissensch. Zoologie, 60. Bd., 1895, S. 543.
—, Regeneration und Transplantation, Fischer, Jena 1907.
— und Heider, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere; Allgemeiner Teil. 1. Lieferung, 1902.
— —, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere; Spezieller Teil, 3. Heft, Jena 1893, S. 1284.
— —, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere; Allgemeiner Teil, 2. Lieferung, Jena 1903.
Kossel, Albrecht, Zur Chemie des Zellkernes; Zeitschr. f. physiol. Chemie, 7. Bd., 1. Heft, 1882.
—, —, Über die chemische Zusammensetzung der Zelle; Archiv f. Physiologie, Physiolog. Abt., 1891, S. 181.
—, —, Die Kultur der Gegenwart; 2. Bd., 3. Teil, 3. Abteil., 6. Abschnitt, Beziehung der Chemie zur Physiologie, 1913.
Koschevnikow, Über den Fettkörper und die Oenocyten der Honigbiene; Zoolog. Anzeiger, 23. Bd., 1900, S. 335.
Kowalewsky, Weitere Studien über die Entwicklung der einfachen Ascidien; Archiv f. mikroskopische Anatomie, 7. Bd., 1871.
—. Einige Beiträge zur Bildung des Mantels der Ascidien; Mémoires de l'académie impériale des sciences de St. Pétersbourg, VIIe Série, T. 38, Nr. 10, 1892.

Krabbe, Das gleitende Wachstum; Berlin 1886.
Krasser, Über den Zellkern der Hefe; Österr. bot. Zeitschrift, 43. Bd., 1893, S. 14.
Kratzmann, Der mikrochemische Nachweis und die Verbreitung des Aluminiums im Pflanzenreiche; Sitzungsber. d. Kais. Akad. der Wissenschaften in Wien, 1. Abteil., 1913, S. 311.
Kraus, Über Eiweißkristalloide in der Epidermis von Polypodium ireoides Lam.; Pringsheims Jahrbücher, 8. Bd., 1872, S. 426.
Krehl, Ein Beitrag zur Fettresorption; Archiv f. Anatomie u. Physiologie, Anat. Abt., 1890, S. 79.
Kresling, Beiträge zur Chemie des Blütenstaubes von Pinus silvestris; Archiv der Pharmazie, 229. Bd., 1891, S. 239.
Kritzler, Mikrochemische Untersuchungen über die Aleuronkörner, Dissertation, Bern 1900.
Kromayer, Zur pathologischen Anatomie der Psoriasis nebst einigen Bemerkungen über den normalen Prozeß und die Struktur der Stachelzelle; Archiv f. mikroskopische Dermatologie u. Syphilis, 22. Bd., 1890, S. 557.
—, Die Protoplasmafaserung der Epithelzelle; Archiv f. mikroskopische Anatomie, 39. Bd., 1892, S. 141.
—, Dermatologische Zeitschrift, 4. Bd., 1897, S. 335.
Kuc-Staniszewska, Zytologische Studien über die Hardersche Drüse; Anatom. Anzeiger, 47. Bd., 1914—15, S. 424.
Kuhla, Fritz, Die Plasmaverbindungen bei Viscum album; Botanische Zeitung, 3. Heft, 1900, S. 29.
Kühne, Untersuchungen über das Protoplasma und die Kontraktilität; Leipzig 1864.
—, Über lichtbeständige Farben der Netzhaut; Untersuchungen aus dem physiolog. Institut der Universität Heidelberg, 1878, S. 341.
Kultschitzny, Über die Art der Verbindung der glatten Muskelfasern miteinander; Biolog. Centralblatt, 7. Bd., 1887—1888, S. 572.
Kunze, Wilhelm, Über Orcheobius herpobdellae Schuberg et Kunze; Archiv f. Protistenkunde, 9. Bd., 1907, S. 382.
Kupffer, Über Differenzierung des Protoplasma an den Zellen tierischer Gewebe; Schriften des naturw. Vereins f. Schleswig-Holstein, 1. Bd., 1875.
Kurssanow, L., Zur Sexualität der Rostpilze; Zeitschr. f. Botanik, 2. Bd., 1910, S. 81.
—, —, Über Befruchtung, Reifung und Keimung bei Zygnema; Flora, N. F., 4. Bd., 1912, S. 65.
Küster, Die Ölkörper der Lebermoose und ihr Verhältnis zu den Elaioplasten; Dissertation, Basel 1894.
—, Beiträge zur Physiologie und Pathologie der Pflanzenzelle: I. Zerfall und Fusion von Florideenchromatophoren; Bemerkungen über den Bau der Chlorophyllkörner; Zeitschr. f. allgemeine Physiologie, 4. Bd., 1904, S. 221.
—, Über die Aufnahme von Anilinfarben in lebende Zellen; Pringsheims Jahrbücher, 50. Bd., 1912, S. 26.
—, Ernst, Über die Schichtung der Stärkekörner; Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, 1913, S. 331.
Kylin, Harald, Zur Biochemie der Meeresalgen; Zeitschr. f. physiolog. Chemie, 23. Bd., 1913, S. 171.
—, —, Über den Bau der Spermatozoiden der Fucaceen; Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, 34. Jahrg., 1916, S. 194.
—, —, Über die Befruchtung und Reduktionsteilung bei Nemalion multifidum; Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, 34. Bd., 1916, S. 257.
—, —, Über die Fucosanblasen der Phaeophyzeen; Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, 36. Bd., 1918, S. 10.
Lakon, Der Eiweißgehalt panachierter Blätter geprüft mittels des makroskopischen Verfahrens von Molisch; Biochemische Zeitschrift, 78. Bd., 1916, S. 145.
Lagnesse, Le Pancréas; Revue générale d'Histologie 1905.
Langhaus, Über Glykogen in pathologischen Neubildungen und den menschlichen Eihäuten; Virchows Archiv f. patholog. Anatomie, 120. Bd., 1890, S. 28.
Langley, On the histology of the mucous salivary glands, and on the behaviour of their mucous constituents; Journ. of Physiology, Vol. 10, 1889.
Laubert, Untersuchungen von pflanzlichen Zellmembranen auf eine Durchlöcherung mittels Protoplasma einschließlich einiger Untersuchungen strittiger Fälle über den Nachweis von Protoplasmaverbindungen; Dissertation, Erlangen 1897.

Lauterborn, Untersuchungen über Bau, Kernteilung und Bewegung der Diatomeen; Leipzig 1896.
La Valette St. George v., Über den Keimfleck und die Deutung der Eizelle; Archiv f. mikroskopische Anatomie, 2. Bd. 1866, S. 56.
—, Spermatologische Beiträge; 2. Mitteilung, Archiv f. mikroskopische Anatomie, 27. Bd., 1886.
Lavdowsky, Von der Entstehung der chromatischen und achromatischen Substanzen in den tierischen und pflanzlichen Zellen; Anatomische Hefte, 4. Bd., 1894. S. 355.
Leblois, Canaux sécréteurs et poches sécrétrices; Ann. sc. nat., 7 Ser., 7. Bd., 1887, S. 314.
Lee und Mayer, Grundzüge der mikroskopischen Technik, 4. Aufl., Berlin 1910.
Lehmann, Molekularphysik, Leipzig, Engelmann, 1. Bd., 1888, 2. Bd., 1889.
—, Die Krystallanalyse; Leipzig 1891.
—, Flüssige Kristalle sowie Plastizität von Krystallen im allgemeinen, molekulare Umlagerungen und Aggregatzustandsveränderungen; Leipzig 1904.
Leiblinger, Zur Berichtigung in Sachen der Plasmodesmenfrage; Czernowitz 1903.
Leimbach, Die ätherischen Öle; Halle, Knapp, 1910.
—, Ätherische Öle. In Abderhalden, Biochem. Handlexikon, 7. Bd., 1912, S. 551.
Leitgeb, Krystalloide in Zellkernen; Mitteilungen aus dem Botanischen Institut zu Graz, Jena, Fischer, 1888, S. 113.
—, Mitgeteilt in einer Fußnote von Heinricher in dem Nekrolog für Leitgeb; Mitteilungen aus dem Botanischen Institut zu Graz, 2. Heft, Jena 1888, S. 3151.
Lenhossék, M. v., Beiträge zur Kenntnis der Zwischenzellen des Hodens; Archiv f. Anatomie u. Physiologie, Anat. Abteil., Jahrg. 1897.
—, —, Das Mikrozentrum der glatten Muskeln; Anatomischer Anzeiger, 16. Bd., 1899.
Leontowitsch, Das „Syncellium" als dominierende zelluläre Struktur des tierischen Organismus; Biolog. Zentralblatt, 33. Bd., 1913, S. 36.
Lepeschkin, Zur Kenntnis der Plasmamembran I; Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, 38. Bd., 1910, S. 91.
—, Zur Kenntnis der Plasmamembran II; Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, 38. Bd., 1910a, S. 383.
—, Über die Struktur des Protoplasmas; Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, 39. Bd., 1911, S. 181.
—, Zur Kenntnis der Todesursache; Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, 30. Bd., 1912, S. 528.
Levi, Sulla differenziazione delle gonocite e delle ovocite degli Anfibi con speciale riguardo alle modificazioni della vesicula germinativa; Archiv di Anatomia et di Embryologia, Firenze 1905.
—, I condriosomi nelle cellule secernenti; Anatomischer Anzeiger, 42. Bd., 1912, S. 576.
—, Il comportamento dei condriosomi durante i piu precoci periodi delle sviluppo dei Mammiferi; Archiv f. Zellforschung, 13. Bd., 1915, S. 471.
Lewin, L., Über die toxikologische Stellung der Raphiden; Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, 1900, S. 53.
Lewitsky, Über die Chondriosomen in pflanzlichen Zellen; Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, 28. Bd., 1910, S. 538.
—, Vergleichende Untersuchungen über die Chondriosomen in lebenden und fixierten Pflanzenzellen; Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, 29. Bd., 1911a, S. 685.
—, Die Chloroplastenanlagen in lebenden und fixierten Pflanzenzellen von Elodea canadensis; Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, 29. Bd., 1911b, S. 697.
—, Die Chondriosomen als Sekretbildner bei den Pilzen; Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, 31. Bd., 1913, S. 517.
Lewkowitsch, Technologie und Analyse der Öle, Fette und Wachse; Braunschweig 1905.
Leydig, Zelle und Gewebe; Bonn 1885.
Lidforss, Bengt, Studier öfver elaiosferer i örtbladens mesofyll och epidermis; Acta universitatis Lundensis, 29. Bd., 1892—93.
—, —, Über eigenartige Inhaltskörper bei Potamogeton praelongus; Botanisches Zentralblatt, 74. Bd., 1898.

Liebermeister, G., Beiträge zur chem. Physiologie und Pathologie; 8. Bd., 1906.
Liehr, Ist die angenommene Verwandtschaft der Helobiae und Polycarpicae auch in ihrer Cytologie zu erkennen?, Dissertation, Breslau 1916.
Lilienfeld, Leon, Zur Chemie der Leukozyten; Zeitschr. f. physiologische Chemie, 18. Bd., 1894, S. 473. (Vorl. Mitteilung in Verh. d. physiol. Ges. zu Berlin, 8. April und 22. Juli 1892.)
—, —, Haematologische Untersuchungen; Archiv f. Physiologie, 1892, S. 114.
Lillie, On the smallest parts of Stentor capable of regeneration; a contribution on the limits of divisibility of living matter; Journal of Morphology, Vol. XII, Boston U. S. A., 1897.
Linck, Grundriß der Kristallographie; Jena 1913.
List, Th., Über die Entwicklung von Proteïnkristalloiden in den Kernen der Wanderzellen bei Echiniden; Anatomischer Anzeiger, 14. Bd., 1898.
Loew, Oskar, Die chemische Energie der lebenden Zellen; 2. Aufl., Stuttgart 1906.
Löhlein, M., Beiträge zur Pathologie der Eingeborenen von Kamerun; Beihefte zum Archiv f. Schiffs- und Tropenhygiene, 16. Bd., Beiheft 9, 1912, S. 7.
Lohmann, J., Beitrag zur Chemie und Biologie der Lebermoose; Beihefte zum Botanischen Zentralblatt, 15. Bd., 1903, S. 215.
Loisel, Contribution à l'histophysiologie des ésponges; Journ. de l'Anat. et de la Physiol., 34. Jahrg., 1898, S. 187.
Lott, Untersuchungen aus d. Institut f. Physiologie und Histologie in Graz, herausgeg. v. Rollet, 2. Heft, 1871, S. 266.
Löwit, Die Neubildung und Beschaffenheit der weißen Blutkörperchen; Zieglers Beiträge, 10. Bd., 1891.
Löwschin, „Myelinformen" und Chondriosomen; Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, 31. Bd., 1913, S. 203.
—, Vergleichende experimental-cytologische Untersuchungen über Mitochondrien in Blättern der höheren Pflanzen; Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, 32. Bd., 1914a, S. 266.
—, Zur Frage über die Bildung des Anthocyans in Blättern der Rose; Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, 32. Bd., 1914b, S. 386.
Loyez, Recherches sur le développement ovarien des oefs mésoblastiques à vitellus nutritif abondant; Archiv d'Anatomie microscopique, 8. Bd., 1905—1906, S. 239.
Lubarsch, O., Über das Vorkommen kristallinischer u. kristalloider Bildungen in den Zellen des menschl. Hodens; Virchows Archiv f. pathol. Anatomie u. Physiologie u. klin. Medizin, 145. Bd., 1896.
—, Q., Über die im männlichen Geschlechtsapparat vorkommenden Kristallbildungen; Deutsche Medizin. Wochenschrift, 22. Jahrg., 1896, S. 755.
Lubosch, Über die Nukleolarsubstanz des reifenden Tritoneies usw.; Habilitationsschrift, Jena 1902.
—, Bau und Entstehung der Wirbeltiergelenke; Jena, Fischer, 1910.
Lüders, Beobachtungen über die Organisation, Teilung und Kopulation der Diatomeen; Botanische Zeitung, 20. Bd., 1862, S. 41.
Lüdtke, F., Beiträge zur Kenntnis der Aleuronkörner; Jahrbücher f. wissensch. Botanik, 1890, S. 62.
—, Über die Beschaffenheit der Aleuronkörner einiger Samen; Berichte der Deutschen pharmazeut. Gesellschaft, 1891, S. 56—59.
Lukjanow, L'inanition du noyau cellulaire; Rev. scientif., 1897, Nr. 17.
Lundegårdh, Ein Beitrag zur Kritik zweier Vererbungshypothesen. Über Protoplasmastrukturen in den Wurzelmeristemzellen von Vicia Faba; Jahrbücher f. wissensch. Botanik, 48. Bd., 1910, S. 285.
—, Die Kernteilung bei höheren Organismen nach Untersuchungen am lebenden Material; Jahrbücher f. wissensch. Botanik, 51. Bd., 1912, S. 236.
—, Fixierung, Färbung und Nomenklatur der Kernstrukturen; Archiv f. mikroskopische Anatomie, 80. Bd., 1. Abteil., 1912a, S. 223.
—, Chromosomen, Nukleolen und die Veränderungen im Protoplasma bei der Karyokinese; Beiträge zur Biologie der Pflanzen (Cohn), 11. Bd., 1912b, S. 373.
—, Das Karyotin und sein Verhalten bei der Bildung und Auflösung der Chromosomen; Archiv f. Zellforschungen, 9. Bd., 1913, S. 205.
—, Das Karyotin im Ruhekern und sein Verhalten bei der Bildung und Auflösung der Chromosomen; Archiv f. Zellforschung, 9. Bd., 1913, S. 205.
—, Die Morphologie des Kernes und der Teilungsvorgänge bei höheren Organismen; Archiv f. Botanik, 12. Bd., Nr. 8, S. 1, 1913.

Lundegårdh, Protoplasmastruktur, Sammelreferat; Archiv f. Zellforschung, 12. Bd., 1914, S. 589.

Lutman, B. F., Cell and Nuclear Division in Zygnema; The botanical Gaz., 51. Bd., 1911, S. 401.

Macallum, On the Distribution of Assimilated Iron Compounds, other than Haemoglobin and Haematin in Animal and Vegetable Cells; The quarterly Journal of Mikroscopical Science, Vol. 38, 1895, S. 175.

—, Die Methoden und Ergebnisse der Mikrochemie in der biologischen Forschung; Ergebnisse der Physiologie, herausgeg. v. Asher u. Spiro, 7. Jahrg., 1908, S. 552.

—, Oberflächenspannung und Lebenserscheinungen (übersetzt von Else Asher). Ergebnisse der Physiol., herausg. v. Asher und Spiro, 11. Jahrgang 1911, S. 598.

Macfarlano, The Structure and Division of the Vegetable Cell; Trans. of the Botan. Soc. of Edinburgh 14. Bd, 1881.

Mall, On the Development of the connective Tissues; Amer. Journ. of Anat., Vol. 1 1902.

Mano, Nucléoles et Chromosomes dans le méristème radiculaire de Solanum tuberosum et Phaseolus vulgaris. „La Cellule", 20. Bd., 1905 (1904), S. 57.

Maquenne, L., Sur la nature de la fécule crue; Compt. rend., 138. Bd., 1904, S. 375.

—, —, Recherches sur l'amidon; Annal. de Chim. et de Phys. (8), 2. Bd., 1904, S. 109.

—, —, Observations sur la Note de Mme Gatin-Gruzewska; Compt. rend., 146. Bd., Jan.—Juni, 1908, S. 542.

—, — et Roux, Eug., Sur la constitution, la saccharification et la rétrogradation des empois de fécule; Compt. rend., 140. Bd., 1905, S. 1303.

—, — et —, —, Recherches sur l'amidon et sa saccharification diastasique; Annales de chimie et de Physique (8), 9, Bd., 1906, S. 179.

Marchand, Beobachtungen an jungen menschlichen Eiern; Anatomische Hefte, Abt. I, 21. Bd., 1903.

Mares, F., Das Energieprinzip und die energetische Betrachtungsweise in der Physiologie; Biolog. Centralblatt, 22. Bd., 1902, S. 282.

Maréchal, Sur l'ovogénèse des Selaciens etc.; La Cellule, 24. Bd., 1906.

Maschke, Kristallisierte Caseïnverbindung; Journal f. praktische Chemie, 74. Bd., 1858, S. 436.

—, Über den Bau und die Bestandteile der Kleberbläschen in Bertholletia, deren Entwicklung in Ricinus, nebst einigen Bemerkungen über Amylonbläschen; Botanische Zeitung, 1859, S. 409.

Masing, E., Zeitschrift f. physiol. Chemie, Bd. 66, S. 262, 1910.

Massart, Sur le protoplasme des Schizophytes, Brüssel, Hayez, 1901.

Massee, On the Formation and Growth of Cells in the Genus Polysiphonia; Journal of the Royal Microscopical Society, Ser. II, Vol. IV, 1884, S. 198.

—, On Trichosphaeria Sacchari Mass; Annals of Botany, VII, 1893, S. 515—532.

Mathieu, C., De la Cellule interstitielle du testicule et de ses produits de sécrétion (cristalloides). Nancy 1898 (Inaug. Diss.).

Matthes und Dahle, Über Sojabohnenöl; Archiv der Pharmazie, 249. Bd., 1911, S. 424.

Mattirolo, Nuove osservazioni sulla reviviscenza della Grimaldia dichotoma Raddi. Rendiconti della R. Accademia dei Lincei, Classe di scienze fisiche, mathematiche e naturali, 1894, S. 579.

Matruchot et Molliard, Variations de structure d'une Algue verte sous l'influence du milieu nutritif; Revue générale de bot. Paris, 14. Bd., 1902, S. 113.

Matula, Johann, Der kolloide Zustand der Materie; Dresden u. Leipzig 1913.

Maupas, Sur le glycogène chez les Infusoires ciliés; Compt. rend., 101. Bd., 1885, S. 1504.

—, Sur les granules amylacés du cystosome des Grégarines; Compt. rend., 102. Bd., 1886, Jan.—Juni, S. 120.

Maurer, Fr., Grundzüge der vergleichenden Gewebelehre; Leipzig 1915.

Mavas, Sur un nouveau procédé du coloration de la graisse dans les tissues et particulièrement dans le système nerveux; C. R. Assoc. Anat. 14. Réun. Rennes, 1912, Bibliogr. Anat. suppl. 1912, S. 206.

Maximow, A., Über Chondriosomen in lebenden Pflanzenzellen; Anatomischer Anzeiger, 43. Bd., 1913, S. 241.

Maximow, A., Sur les méthodes de fixation et de coloration des Chondriosomes; Compt. rend. Société de Biologie, 79. Bd., 1916, S. 462.

—, Sur la structure des chondriosomes; Compt. rend. Société de Biologie, 79. Bd., 1916a, S. 465.

May and Walker, Note on the multiplication and migration of Nucleoli in nerve cells of Mammuals. Quarterly Journal of experimental Physiology, Vol. 1, Nr. 2, 1908, S. 203.

Mayer, A., Études ultramicroscopiques sur quelques colloïdes organiques; Deux états optiques des colloïdes organiques; C. R. Soc. de Biol., T. 63, 1907, S. 42.

—, —, Etudes ultramicroscopiques sur les colloïdes. II. Précipitation par les électrolytes. Coagulation par la chaleur; Ebenda, S. 184.

—, P., Zur Färbung des Glykogens; Zeitschr. wiss. Mikr., Bd. 26, 1909, S. 513.

Mayer, André et Schaeffer, G., Sur la structure des gels. Application á l'étude de la constitution du protoplasma animal et des liquides de l'organisme; Compt. rend. de la Société de Biologie, 64. Bd., 1908, S. 681.

Mer, De la constitution et des fonctions des feuilles hivernales; Société botanique de France, 23. Bd., 1876, S. 231.

Mereschkowsky, Farblose Pyrenoide und gefärbte Elaeoplasten; Flora, 92. Bd., 1903, S. 77.

Merkel, Betrachtungen über die Entwicklung des Bindegewebes; Anatomische Hefte, 38. Bd., I. Abt., 1909, S. 323.

—, Kristalle in Epithelzellkernen in Xerophila ericetorum Müll.; Zoolog. Anzeiger, 45. Bd., 1915.

— und Bonnet, Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte, 20. Bd., 1911.

Merriman, Nuclear Division in Zygnema; The botanical Gaz., 41. Bd., 1906, S. 43.

—, Nuclear Division in Spirogyra crassa; The botanical Gaz., 56. Bd., 1913, S. 319.

Merton, Über den Bau und die Fortpflanzung von Pleodorina illinoisensis; Zeitschrift f. wissensch. Zoologie, 90. Bd., 1908.

Metz, Carl, Neue Untersuchungen über das Erfrieren eisbeständiger Pflanzen; Flora, 1905, S. 89.

Metz und Gohlke, Physiologisch-systematische Untersuchungen über die Verwandtschaften der Angiospermen; Beiträge zur Biologie der Pflanzen, 12. Bd., 1913, S. 155.

— und Preuss, Sero-diagnostische Untersuchungen über die Verwandtschaften innerhalb der Pflanzengruppe der Parietales; Beiträge zur Biologie der Pflanzen, 12. Bd., 1913, S. 109.

Metzner, Die wichtigsten Methoden zur Darstellung von Zellgranulation in fixierten Objekten; Abderhalden, Biochem. Arbeitsmethoden, 8. Bd., 1915, S. 185.

Meves, Fr., Über den von von la Valette St. George entdeckten Nebenkern (Mitrochondrienkörper) der Samenzelle; Archiv f. mikroskopische Anatomie u. Entwicklungsgeschichte, 56. Bd., 1900, S. 553.

—, Über das Vorkommen von Mitochondrien bzw. Chondromiten in Pflanzenzellen; Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, 22. Bd., 1904, S. 284.

—, —, Die Spermatocytenteilungen bei der Honigbiene (Apis mellifica L.) nebst Bemerkungen über Chromatinreduktion; Archiv f. mikroskopische Anatomie u. Entwicklungsgeschichte, 70. Bd., 1907, S. 414.

—, —, Die Chondriosomen als Träger erblicher Anlagen. Cytologische Studien am Hühnerembryo; Archiv f. mikroskopische Anatomie, 72. Bd., 1908, S. 816, Taf. 39—42.

—, —, Über Strukturen in den Zellen des embryonalen Stützgewebes sowie über die Entstehung der Bindegewebsfibrillen, insbesondere derjenigen der Sehne; Archiv f. mikroskopische Anatomie u. Entwicklungsgeschichte, 75. Bd., 1910, S. 149.

—, —, Über die Beteiligung der Plastochondria an der Befruchtung des Eies von Ascaris megalocephala; Archiv f. mikroskopische Anatomie, 76. Bd., 1910—1911, S. 683.

—, —, Was sind Plastosomen? Antwort auf die Schrift gleichen Titels von Q. Retzius; Archiv f. mikroskopische Anatomie, 85. Bd., 1. Abt., 1914, S. 279.

— — Über Mitwirkung der Plastosomen bei der Befruchtung des Eies von Filaria papillosa; Archiv f. mikroskopische Anatomie, 87. Bd., 1. Heft, 1915, S. 12.

— —, Über den Befruchtungsvorgang bei der Miesmuschel (Mytilus edulis); Archiv f. mikroskopische Anatomie, 87. Bd., 2. Abt., 1915a, S. 47.

Meves, Fr., Was sind die Plastosomen? II. Bemerkungen zu dem Vortrage von C. Benda: Die Bedeutung der Zelleibstruktur für die Pathologie; Archiv f. mikroskopische Anatomie, 87. Bd., Heft 2, 1915b, S. 287.
—, —, Die Chloroplastenbildung bei den höheren Pflanzen und die Allinante von A. Meyer; Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, 34. Bd., 1916, S. 333.
—, —, Historisch-kritische Untersuchungen über die Plastosomen der Pflanzenzellen; Archiv f. mikroskopische Anatomie, 89. Bd., 1. Abt., 1917, S. 249.
—, —, Über Umwandlung von Plastosomen in Sekretkügelchen, nach Beobachtung an Pflanzenzellen. Zugleich eine Fortsetzung meiner Diskussion mit Benda; Archiv f. mikroskopische Anatomie, 90, Bd., 1. Abt., 1918, S. 445.
—, —, Die Plastosomentheorie der Vererbung. Eine Antwort auf verschiedene Einwände; Archiv f. mikroskopische Anatomie, 92. Bd., 1. Abt., 1918a, S. 41.
—, —, Eine neue Stütze für die Plastosomentheorie der Vererbung; Anatomischer Anzeiger, 50. Bd., 1918b, S. 552.
— und Duesberg, Die Spermatozoidenteilungen bei der Hornisse (Vespa crabo L.); Archiv f. mikroskopische Anatomie, 71. Bd., 1908, S. 571.
Meyer, Arthur, Über den Japantalg; Archiv d. Pharmazie, 12. Bd., 1879, S. 1.
—, —, Über die Entwicklung des Wachses der Frucht von Rhus toxicodendron; Archiv d. Pharmazie, 12. Bd., 1879a, S. 514.
—, —, Über Chlorophyllkörner, Stärkebildner und Farbkörper; Botanisches Zentralblatt, 12. Bd., Nr. 9, 1882, Nr. 48, S. 321.
—, —, Das Chlorophyllkorn; Leipzig 1883 (erschienen 1882).
—, —, Über den Bau und die Bestandteile der Chlorophyllkörner der Angiospermen, Dissertation; Straßburg 1883.
—, —, Über die Kristalloide der Trophoplasten; Botanische Zeitung, 1883a, S. 489.
—, —, Über das Vorkommen von Kristallen in den Sekreten einiger Rhusarten; Archiv d. Pharmazie, 17. Bd., 1884, S. 112.
—, —, Über die Ölpalme; Archiv d. Pharmazie, 22. Bd., 1884, S. 1.
—, —, Über die Assimilationsprodukte der Laubblätter angiospermer Pflanzen; Botanische Zeitung, 43. Bd., 1885, S. 417.
—, —, Über Stärkekörner, welche sich mit Jod rot färben; Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, Jahrg. 1886, S. 337.
—, —, Zu F. W. Daferts „Über Stärkekörner, welche sich mit Jod rot färben". Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, 1887, S. 171.
—, —, Über die Entstehung der Scheidewände in den sekretführenden plasmafreien Interzellularräumen der Vittae der Umbelliferen; Botanische Zeitung, 1889, S. 341.
—, —, Notiz über die Zusammensetzung des Zellsaftes von Valonia utricularis; Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, 1891, S. 77.
—, —, Wissenschaftliche Drogenkunde; Berlin, Gaertner, 1. Bd., 1891a, 2. Bd., 1892.
—, —, Untersuchungen über die Stärkekörner; Jena, Fischer, 1895.
—, —, Kritisches Referat über: „Bütschli", über die Herstellung von künstlichen Stärkekörnern oder Sphaerokrystallen der Stärke; Botanische Zeitung, 1896, S. 328.
—, —, Das Irrtümliche der Angaben über das Vorkommen dicker Plasmaverbindungen einiger Filicinen und Angiospermen. Mit Tafel XI. Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, 14. Bd., 1896a, S. 154.
—, —, Das Vorkommen von Plasmaverbindungen bei den Pilzen; Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, 14. Bd., 1896b, S. 280.
—, —, Die Plasmaverbindungen und die Membran von Volvox globator, aurens und tertius, mit Rücksicht auf die tierische Zelle; Botanische Zeitung, 1896c, S. 187.
—, —, Über die Methoden zur Nachweisung der Plasmaverbindungen; Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, 15. Bd., 1897a, S. 166.
—, —, Studien über die Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Bakterien, ausgeführt an Astasia asterospora A. M. und Bacillus tumescens Zopf; Flora, 1897b, S. 165.
—, —, Neues über die Morphologie der Bakterienzelle und die Entwicklungsgeschichte der Bakteriensporen; Sitzungsber. d. Gesellsch. zur Beförderung der gesamten Naturwissenschaften, Marburg 1897c, Nr. 5, S. 49.
—, —, Die Plasmaverbindungen und die Fusionen der Pilze der Florideenreihe; Botanische Zeitung, 1902, S. 139.

Meyer, Arthur, Referat über „Kohl, Beiträge zur Kenntnis der Plasmaverbindungen der Pflanzen"; Botanische Zeitung, 1902a, S. 325.
—, —, Kritik der Arbeit von Strasburger (1901); Botanische Zeitung, II. Abt., 1902b, S. 102.
—, —, Referat über „Kienitz-Gerloff", Neue Studien über Plasmodesmen; Botanische Zeitung, 1902c, S. 324.
—, —, Praktikum der botanischen Bakterienkunde; Jena, Fischer, 1903.
—, —, Naphtolblau als Reagens auf Bakterienfett; Zentralblatt f. Bakteriologie, 1. Abteil., Originale, 34. Bd., Nr. 6, 1903a, S. 578.
—, —, Orientierende Untersuchungen über Verbreitung, Morphologie und Chemie des Volutins; Botanische Zeitung, 1904, S. 113.
—, —, Notizen über eine die supramaximalen Tötungszeiten betreffende Gesetzmäßigkeit; Berichte der Deutschen Botanischen Gellschaft, 1906, S. 340.
—, —, Bemerkungen zu G. Lewitzky: Über die Chondriosomen in pflanzlichen Zellen; Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, 29. Bd., 1911, S. 158.
—, —, Notiz über das Aussehen der Bakterien im Ultramikroskop; Archiv für Protistenkunde, 1911a, S. 76.
—, —, Die Zelle der Bakterien; Jena 1912.
—, —, Beiträge zur Kenntnis der Gallerten, besonders der Stärkegallerten; Kolloidchemische Beihefte, 5. Bd., Heft 1—4, 1913.
—, —, Notiz über die Bedeutung der Plasmaverbindungen für die Pfropfbastarde; Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, 32. Bd., 1914, S. 447.
—, —, Die in den Zellen vorkommenden Eiweißkörper sind stets ergastische Stoffe; Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, 33. Bd., 1915, S. 373.
—, —, Erstes mikroskopisches Praktikum; Jena, 1. Aufl., 1898, 2. Aufl. 1907, 3. Aufl. 1915.
—, —, Die Allinante der Pflanzen und die Chondriosomen der Metazoen; Zoologischer Anzeiger, 47. Bd., Nr. 8, vom 20. Juni 1916.
—, —, Die Allinante; Sonderabdruck aus den Berichten der Deutschen Botan. Gesellschaft, 34. Bd., Heft 3, 1916a, S. 168.
—, —, Der Bau des Protoplasten der Zelle und das Wesen der Chondriosomen und der Allinante; Sitzungsber. d. Gesellsch. zur Beförderung d. gesamten Naturwissenschaften in Marburg, Mai 1916b.
—, —, Die biologische Bedeutung der Nukleolen; Berichte der Deutschen Botan. Gesellschaft, 35. Bd., 1917, S. 333.
—, —, Das während des Assimilationsprozesses in den Chloroplasten entstehende Sekret; Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, 35. Bd., 1917a, S. 586.
—, —, Das ergastische Organeiweiß und die vitülogenen Substanzen der Pallisadenzellen von Tropaeolum majus; Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, 35. Bd., 1917b, S. 658.
—, —, Die chemische Zusammensetzung des Assimilationssekretes; Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, 35. Bd., 1917c, S. 674.
—, —, Die angebliche Fettspeicherung immergrüner Laubblätter; Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, 36. Bd., 1918, S. 5.
—, —, Eiweißstoffwechsel und Vergilben der Laubblätter von Tropaeolum majus; Flora, 1918a, S. 85.
—, —, Das Assimilationssekret von Vaucheria terrestris; Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, 36. Bd., 1918b, S. 235.
—, —, Die Beziehung zwischen Eiweiß- und Säurebildung in Laubblättern; Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, 1918c, S. 508.
—, — und Deleano, N., Die periodischen Tag- und Nachtschwankungen der Atmungsgröße im Dunkeln befindlicher Laubblätter und deren vermutliche Beziehung zur Kohlensäureassimilation; Zeitschr. f. Botanik, 3. Bd., 1911, 10. Heft, S. 657.
—, — und Schmidt, Ernst, Über die gegenseitige Beeinflussung der Symbionten heteroplastischer Transplantationen, mit besonderer Berücksichtigung der Wanderung der Alkaloide durch die Pfropfstellen; Flora, 100. Bd., 1910, S. 317.
Meyerhof, Otto, Untersuchungen über die Wärmetönung der vitalen Oxydationsvorgänge in Eiern; Biochemische Zeitschrift, 35. Bd., 1911, S. 246.
—, —, Über Wärmeströmungen chemischer Prozesse in lebenden Zellen; Pflügers Archiv f. Physiologie, 146. Bd., 1912, S. 159.
—, —, Zur Energetik der Zellvorgänge; Göttingen 1913.

Mez, C., Morphologische und anatomische Studien über die Gruppe der Cordieae; Englers Botanische Jahrbücher, 12. Bd., 1890, S. 526.

Michaelis, Die vitale Färbung, eine Darstellungsmethode der Zellgranula; Archiv f. mikroskopische Anatomie u. Entwicklungsgeschichte, 55. Bd., 1900, S. 558.

—, Die Theorie des Färbeprozesses; Oppenheimers Handbuch der Biochemie des Menschen, 2. Bd., 1. Hälfte, 1910, S. 193.

Michel, Zur Kenntnis der Gürberschen Serum-Albumin-Kristalle; Verh. d. physik. mediz. Ges. zu Würzburg, N. F., 29. Bd., Nr. 3, 1895.

Michniewicz, Die Lösungsweise der Reservestoffe in den Zellwänden der Samen bei ihrer Keimung; Sitzungsber. d. math. naturw. Klasse d. kais. Akademie d. Wissenschaften in Wien, 112. Bd., 1. Abteil., 1903, S. 16.

—, Über Plasmodesmen in den Kotyledonen von Lupinus-Arten und ihre Beziehung zum interzellularen Plasma; Österreichische Botanische Zeitschrift, 54. Bd., 1904, S. 165.

Miehe, Über die Wanderungen des pflanzlichen Zellkernes; Flora, 1901, S. 103.

Miescher, Die Kerngebilde im Dotter des Hühnereies; Medizinisch-chemische Untersuchungen, herausgeg. von Hoppe-Seyler, 1. Heft, 1866, S. 502.

—, F., Über die chemische Zusammensetzung der Eiterzelle; Medizinisch-chemische Untersuchungen aus dem Laboratorium für angewandte Chemie in Tübingen, herausgeg. von Hoppe-Seyler, 4. Heft, 1871, S. 441.

—, —, Physiologisch-chemische Untersuchungen über die Lachsmilch; Archiv f. experimentelle Pathologie u. Pharmakologie, 37. Bd., 1895, S. 100.

Mikosch, Über ein neues Vorkommen geformten Eiweißes; Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, 8. Bd., 1890, S. 33.

—, Über Strukturen im pflanzlichen Protoplasma; Verhandlungen der Gesellschaft deutscher Naturforscher und Ärzte vom 24. bis 28. Sept. 1894, II. Teil, 1. Hälfte, S. 179.

Mingazzini, P., Ricerche sul canale digerente, delle larve dei Lamellicorni fitofagi, Mitteilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel, 9. Bd., 1889.

Mislawsky, Beiträge zur Morphologie der Drüsenzelle. Über das Chondriom der Pankreaszelle einiger Nager; Anatomischer Anzeiger, 39. Bd., 1911, S. 497.

Mitrophanow, Über die Interzellularlücken und Interzellularbrücken im Epithel; Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, 41. Bd., 1885, S. 302.

—, Beobachtungen über Diatomeen; Flora, 85. Bd., 1898, S. 293.

Mitzkewitsch, Über die Kernteilung bei Spirogyra; Flora, 85. Bd., 1898, S. 81.

Miyake, On the Development of the Sexual Organs and Fertilization in Picea excelsa; Annals of Botany, 17. Bd., 1903, S. 351.

Möbius, Über Wachsausscheidung im Inneren von Zellen; Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, 15. Bd., 1897, S. 435.

—, Der japanische Lackbaum, Rhus vernicifera DC; Abhandl. d. Senckenb. naturf. Gesellsch., 20. Bd., 2. Heft, 1899, S. 236.

—, Über die Festlegung der Kalksalze und Kieselkörper in den Pflanzenzellen; Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, 1908, S. 29.

Moeller, Hermann, Anatomische Untersuchungen über das Vorkommen der Gerbsäure; Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, 1888, S. LXVI.

Molisch, Hans, Über merkwürdige Proteïnkörper in den Zweigen von Epiphyllum; Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, 3. Bd., 1885, S. 195.

—, Grundriß einer Histochemie der pflanzlichen Genußmittel; Jena 1891.

—, Die Pflanze in ihrer Beziehung zum Eisen; Jena, Gustav Fischer, 1892.

—, Bemerkung über den Nachweis von maskiertem Eisen; Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, 11. Bd., 1893, S. 73.

—, Untersuchungen über das Erfrieren der Pflanzen; Jena 1897.

—, Über Zellkerne besonderer Art; Botanische Zeitung 1899.

—, Studien über den Milchsaft und Schleimsaft der Pflanzen; Jena, Fischer, 1901.

—, Mikrochemie der Pflanzen; Jena 1913.

—, Über orangefarbige Hydathoden bei Ficus javanica; Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, 1916, S. 66.

—, Über den Nachweis von gelösten Kalkverbindungen mit Soda; Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, 1916a, S. 288.

—, Die Eiweißproben, makroskopisch angewendet auf Pflanzen; Zeitschr. für Botanik, 8. Bd., 1916b, S. 124.

—, Über den mikrochemischen Nachweis und die Verbreitung gelöster Oxalate im Pflanzenreiche; Flora, 1918, S. 60.

Moll, Die Fortschritte der mikroskopischen Technik seit 1870; Progressus rei botanicae, 2. Bd., 1908, S. 227.
Monteverde, Über die Ablagerung von Kalzium- und Magnesium-Oxalat in der Pflanze, St. Petersburg 1889 (Russisch), Referat Botan. Zentralblatt, 43. Bd. 1890, S. 328.
—, Über die Verbreitung des Mannits und Dulcits; Ann. agric., 19. Bd., 1893, S. 444.
Montgomery, Comparative cytological studies, with especial regard to the morphology of the nucleolus; Journal of Morphology, 15. Bd., 1898 (Bandjahreszahl 1899).
Moore, On Rosanoffs Crystals in the Endosperm-Cells of Manihot Glaziovii; Journal of the Linnean Society Botany, 21. Bd., 1885, S. 621.
—, Studies in Vegetable Biology. I. Observations on the Continuity of Protoplasm; Journal of the Linnean Society, Botany, 21. Bd., 1886, S. 595.
—, Energy transformations in living matter; Recent Advances in Physiol. edit. by L. Hill, London 1906, S. 1.
Moreau, F., Sur le chondriome d'une Ustilaginée, Entyloma Ranunculi; Compt. rend. Société de Biologie, 77. Bd., 1914, S. 538.
—, —, Le chondriome et la division des mitochondries chez les Vaucheria; Bull. Soc. Bot. France, 61, 1914, S. 142.
—, —, La division des mitochondries et ses rapports avec les phénomènes de sécrétion; Compt. rend. Soc. Biol., Paris, 78. Bd., 1915, S. 143.
Mottier, Beiträge zur Kenntnis der Kernteilung in den Pollenmutterzellen einiger Dikotylen und Monokotylen; Jahrbücher f. wissensch. Botanik, 30. Bd., 1897, S. 169.
—, The effect of centrifugal force upon the cell; Annals of Botany, Vol. XIII, 1899, S. 325.
—, Nuclear and Cell Division in Dictyota dichotoma; Annals of Botany, 14. Bd., 1900.
—, Über Knochenentwicklung; Sitzungsber. d. Ges. f. Morphologie u. Physiologie, München, 26. Bd., 1910, S. 1.
Mrazek, Über geformte eiweißartige Inhaltskörper bei den Leguminosen; Österr. botanische Zeitschrift, 60. Jahrg., 1910, S. 198.
Mücke, Zur Kenntnis der Eientwicklung und Befruchtung bei Achlya polyandra de Bary; Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, Bd. 26a, 1908, S. 367.
Mulder, Versuch einer allgemeinen physiologischen Chemie, übersetzt von Moleschott; 1884.
Müller, Carl, Über ein fettes Öl aus Lindensamen; Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, 8. Bd., 1882, S. 372.
—, Hans Carl, Über die Entstehung von Kalkoxalatkristallen in pflanzlichen Zellmembranen, Dissertation; Leipzig 1890.
—, Kritische Untersuchungen über den Nachweis maskierten Eisens in der Pflanze und den angeblichen Eisengehalt des Kaliumhydroxyds; Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, 11. Bd., 1893, S. 252.
Nadson, Über den Bau des Cyanophyceen-Protoplasten; Scripta bot. horti Petropol., IV, 1895.
Nägeli, Die Stärkekörner; Pflanzenphysiologische Untersuchungen von Nägeli und Cramer, 2. Heft, Zürich 1858.
—, Über die aus Proteïnsubstanzen bestehenden Krystalloide in der Paranuß; Botanische Mitteilungen, 1. Bd., 1863, S. 217; auch Sitzungsber. d. k. bayer. Akademie d. Wissenschaften zu München, 1. Bd., 1862, S. 120.
—, Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre; München 1884.
Nawashin, Über eine Art der Chromatindiminution bei Tradescantia virginica; Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, 29. Bd., 1911, S. 437.
Neef, Fritz, Über Zellumlagerung, Dissertation; Straßburg 1914; auch Zeitschr. f. Botanik, 1914, S. 465.
Némek, Zur Physiologie der Kern- und Zellteilung; Botanisches Zentralblatt, 77. Bd., 1899, S. 241.
—, Über experimentell erzielte Neubildung von Vakuolen in hautumkleideten Zellen; Sitzungsber. d. k. böhm. Ges. d. Wissenschaften in Prag, 1900, 6. Febr.
—, Über die Einwirkung des Chloralhydrats auf die Kern- und Zellteilung; Jahrbuch f. wissensch. Botanik, 39. Bd., 1904, S. 645.
—, Das Problem der Befruchtungsvorgänge und andere zytologische Fragen; Berlin, Gebr. Bornträger, 1910.

Nemiloff, Zur Frage der amitotischen Kernteilung bei Wirbeltieren; Anatomischer Anzeiger, 23. Bd., 1903, Nr. 14 u, 15, S. 353.
—, Beobachtungen über Nervenelemente bei Ganoiden und Knochenfischen, 1. Teil Der Bau der Nervenzellen; Archiv f. mikroskopische Anatomie u. Entwicklungsgeschichte, 72. Bd., 1908.
Nestler, Myelin und Eiweißkristalle in der Frucht von Capsicum annuum L.; Sitzb. d. math. naturw. Klasse d. Kaiserl. Akademie der Wissenschaften in Wien, 115. Bd., I. Abteil., Jahrg. 1905, S. 477.
Neuberg und Rewald, Glykogen; Bioch. Handlexikon, herausgeg. durch Abderhalden, 2. Bd., 1911, S. 355.
Neuenstein, H. v., Über den Bau des Zellkerns bei den Algen und seine Bedeutung für die Systematik; Archiv f. Zellforschung, 13. Bd., 1915, S. 1.
Neukirch, Über morphologische Untersuchungen des Muskelglykogens und eine Art seiner Fixation; Virchows Archiv f. pathol. Anatomie und Physiologie, 10. Bd., 1910, S. 73.
Nicolas, Notes sur les pontes intercellulaires des fibres musculaires lisses; Bull. des séances de la Société des Sciences de Nancy, 1892, Juli.
Nicolosi-Roncati, Formazioni mitocondriali negli elementi sessuali maschili dell' Helleborus foetidus; Rend. R. Akad. Sc. fis. e matem. di Napoli, Fasc. 5/6, 1910.
Nienburg, Wilhelm, Die Oogonentwicklung bei Cystosira und Sargassum; Flora, 1. Bd., 1910, S. 167.
Nierenstein, Über Fettverdauung und Fettspeicherung bei Infusorien; Mit 1 Taf.; Zeitschr. f. allgem. Physiologie, 10. Bd., 1910, S. 137.
Nowikoff, Untersuchungen über die Struktur des Knochens; Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, 92. Bd., 1. Heft, 1909.
Nussbaum, „Über spontane und künstliche Teilung von Infusorien"; Verh. d. Naturh. Ver. d. preuß. Rheinlande, Bonn 1884.
—, „Über die Teilbarkeit der lebendigen Materie. I. Die spontane und künstliche Teilung der Infusorien"; Archiv f. mikroskopische Anatomie, 26. Bd., 1886.
—, A., Über Epithelfasern in der Oberhaut der Daumenschwielen bei Rana fusca; Anatomische Hefte, 1. Abteil., 39. Bd., 1909, S. 271.
Obst, Untersuchungen über das Verhalten der Nukleolen bei der Eibildung einiger Mollusken und Arachnoiden; Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, 66. Bd., 1899, S. 161. (Unter Leitung von Korschelt entstandene Arbeit.)
Oesterle, Grundriß der Pharmakochemie; Berlin 1909.
Oliver, Über Fortleitung des Reizes bei reizbaren Narben; Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, 1887, S. 162.
Olsson-Seffer, Rubber Planting in Mexico and Central America; Agric. Bull. of the Straits and Fed. Mal. Est, 1907, S. 1.
Oltmanns, Über die Entwicklung der Sexualorgane bei Vaucheria; Flora, 1895, S. 388.
—, Morphologie und Biologie der Algen; Jena, 1. Bd., 1904.
—, Morphologie und Biologie der Algen; Jena, 2. Bd., 1905.
Opitz, Über das Fett von Amanita pantherina und Boletus luridus; Archiv der Pharmazie, 229. Bd., 1891, S. 290.
Oppel, Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie der Wirbeltiere; Jena, Fischer, 3. Teil, 1900.
Oppenheimer, Handbuch der Biochemie des Menschen und der Tiere; Jena, Fischer, 3. Bd., 1. Hälfte, 1910. Die Drüse und die Abscheidungen.
Orman, Recherches sur les différenciations cytoplasmiques (Ergastoplasme et chondriosomes) dans les végétaux; I. Le Sac embryonaire des Liliacees; La Cellule, 28. Bd., 1912, S. 365. (Mémoire déposé le 10. décembre 1912.)
Osborne, Thomas B., Die Pflanzenproteïne; Ergebnisse der Physiologie, 10. Jahrg., 1910, S. 47.
Ostner-Schönbach, Zur Morphologie des Glykogens bei Trematoden und Cestoden; Archiv f. Zellforschung, 11. Bd., 1913, S. 413.
Ostwald, Wilhelm, Die Energie; Barth-Leipzig, 2. Aufl., 1902.
—, —, Vorlesungen über Naturphilosophie; Leipzig, 1902a.
Ostwald, Wo., Grundriß der Kolloidchemie; Dresden u. Leipzig, 1. Aufl. 1909, 3. Aufl. 1912.
—, Wa., Die allgemeinen Kennzeichen der organisierten Substanz; Die Kultur der Gegenwart, 3. Teil, 4. Abteil., 1. Bd., 1915, S. 153.

Overton, Ein Beitrag zur Kenntnis der Gattung Volvox; Botan. Centralblatt, 39. Bd., 1889, S. 65.
—, Beobachtungen und Versuche über das Auftreten von rotem Zellsaft bei Pflanzen; Jahrbücher f. wissensch. Botanik, 33. Bd., 1899, S. 221.
—, Über die allgemeinen osmotischen Eigenschaften der Zelle, ihre vermutlichen Ursachen und ihre Bedeutung für die Physiologie; Vierteljahrsschr. d. naturf. Gesellschaft in Zürich, 44. Jahrg., 1899, S. 88.
—, Studien über die Aufnahme der Anilinfarben durch die lebende Zelle; Jahrbücher f. wissensch. Botanik, 34. Bd., 1900, S. 669.
—, Studien über die Narkose; Jena 1901.
Palatino, Ulteriori ricerche sulla distruzione e sul rinnovamento continuo del parenchyma ovarico. Un vol. di p. 230 con IX grandi tav. Napoli 1887.
—, I. ponti intercellulari tra l'uovo, ovario e le cellule follicolari, e la formazione della zona pellucida; Anatomischer Anzeiger, 5. Bd., 1890, S. 254.
Palla, Beitrag zur Kenntnis des Baues der Cyanophyceen-Protoplasten; Jahrbücher f. wissensch. Botanik, 25. Bd., 1893.
—, Ed., Über ein neues Organ der Conjugatenzelle; Berichte der Deutschen Botan. Gesellschaft, 12. Bd., 1894, S. 153.
Pantanelli, Zur Kenntnis der Turgorregulation bei Schimmelpilzen; Jahrbüch. f. wissensch. Botanik, 40. Bd., 1904, S. 303.
Payen, Mémoires sur le développement des végétaux. 5. Mémoire; Concrétions et incrustations minérales; Mémoires présentés par divers savants à l'Académie des Sciences de l'Institut de France. Sciences mathématiques et physiques, t. 9, 1846, S. 77.
Peirce, On the Structure of the haustoria of some phanerogamic parasits; Annals of Botany, 7. Bd., 1893, S. 291.
Peklo, Über die Zusammensetzung der sogenannten Aleuronschicht; Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, 31. Bd., 1913, S. 370.
Pensa, Alcune formazioni endocellulari dei vegetali; Anatomischer Anzeiger, 37. Bd., 1910, S. 325.
—, Ancora di alcune formazioni endocellulari dei vegetali; Anatomischer Anzeiger, 39. Bd., 1911, S. 520.
—, Condriosomi e pigmento antocianico nelle cellule vegetali; Anatomischer Anzeiger, 45. Bd., 1913, S. 81.
Perls, Zur Unterscheidung zwischen Fett-Infiltration und fettiger Degeneration; Centralblatt f. die medizinischen Wissenschaften, 11. Bd., 1873, S. 801.
Pfeffer, Untersuchungen über die Proteïnkörner und die Bedeutung des Asparagins beim Keimen der Samen; Jahrb. f. wissensch. Botanik, 1872, S. 429.
—, Die Ölkörper der Lebermoose; Flora, 57. Bd., 1874, S. 1.
—, Zur Kenntnis der Contactreize; Untersuch. aus dem botan. Institut zu Tübingen, 1. Bd., 1881—85.
—, Über Aufnahme von Anilinfarben in lebende Zellen; Untersuch. aus dem botan. Institut zu Tübingen, 2. Bd., 1886—1888, S. 179.
—, Zur Kenntnis der Plasmahaut und der Vakuolen usw.; 16. Bd., Nr. II der Abhandlungen der mathem.-phys. Klasse der Königl. Sächs. Gesellschaft der Wissensch., 1890, S. 185.
—, Über die Aufnahme und Ausgabe ungelöster Körper; Abhandlungen der math.-physikal. Klasse der Kgl. Sächs. Ges. d. Wissensch., 16. Bd., Nr. II, 1890a, S. 149.
—, Pflanzenphysiologie; Leipzig, 1. Bd., 1897, 2. Bd., 1904.
—, Untersuchung über die Entstehung der Schlafbewegungen der Blattorgane; Abhandl. d. math.-physik. Kl. d. k. Sächs. Gesellschaft d. Wiss., 1907, S. 30.
Pfitzer, Über die Einlagerung von Kalkoxalat-Kristallen in die pflanzliche Zellhaut; Flora, 1872, S. 97.
Pfitzner, Bau und Entwicklung der Bacillariaceen; Hansteins Botan. Abhandl., Bonn 1871, Heft 2.
—, Morphologisches Jahrbuch, 6. Bd., 1880, S. 470.
—, Nervenendigungen im Epithel; Morphologisches Jahrbuch, 7. Bd., 1882.
—, Beiträge zur Lehre vom Bau des Zellkerns und seiner Teilungserscheinungen; Archiv f. mikroskopische Anatomie, 22. Bd., 1883.
Pflüger, Die allgemeinen Lebenserscheinungen; Rektoratsrede, Bonn 1889.
—, Nachtrag zur quantitativen Glykogenanalyse; Abderhaldens Handbuch der chem. Arbeitsmethoden, 2. Bd., 1910, S. 1070.

Pfurtscheller, Über die Innenhaut der Pflanzenzelle, nebst Bemerkungen über offene Kommunikation zwischen den Zellen; Wien 1883.

Philoche, Ch., Comparaison de l'action de l'amylose et du suc pancréatique sur le glycogène et l'amidon; Compt. rend. des séances et mémoires de la Société de Biologie, 2. Bd., 1905, S. 263.

Pick, Über die Bedeutung des roten Farbstoffes bei den Phanerogamen und die Beziehung desselben zur Stärkewanderung; Botan. Zentralblatt, 16. Bd., 1883, S. 281.

Piskernik, A., Die Plasmaverbindungen bei Moosen; Österr. botan. Zeitschrift, 64. Jahrg., Nr. 3/4, 1914, Wien, S. 107—120.

Ploss, P., Über das chemische Verhalten der Kerne der Vogel- und Schlangenblutkörperchen; Hoppe-Seyler, Medizinisch-chemische Untersuchungen, 4. H 1871. S. 461.

Poirault, G., L'oxalate de calcium chez les Cryptogames vasculaires; Journal de Botanique, 7. Bd., 1883, S. 72.

—, Recherches anatomiques sur les Cryptogames vasculaires; Annales des Sciences naturelles VII. Série, Botanique, 18. Bd., 1893, S. 113.

— und Raciborski, Sur les noyaux des Urédinées; Journal de Botan., 1895, S. 318.

Politis, Sugli Elaioplasti nelle Mono- e Dicotiledoni (bei Briosi). Atti della Reale Accademia dei Lincei, 20. Bd., 1911, S. 599.

Polverini, Lo sperimentale 6, 1904. Referat in Unnas „Monatshefte", 40. Bd., S. 329.

Ponomarew, Zur Kenntnis des Chloroplastenbaues; Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, 32. Jahrg., 1914, S. 483.

Posternack, Sur la composition chimique et la signification de grains d'aleurone; Compt. rend., 140. Bd., 1905, S. 322.

Poulsen, Ein neuer Fundort der Rosanoffschen Kristalle; Flora, 1877, S. 45.

Power and Salway, The Constituents of Withania somnifera; Transactions of the Chemical-Society, 99. Bd., 1911, S. 491.

Power and Rogerson, Chemical examination of Jalap; The Journal of the American Chemical Society, Vol. 32. No. 1, Jan. 1910.

Prenant, A., Notes cytologiques. I. Cristalloides dans la glandule thymique du caméléon; Archives d'anatomie microscopique, 1. Bd., 1897.

—, —, Notes cytologiques. III. Cristalloides intranucléaires des cellules nerveuses sympathiques chez les Mammifères; Archives d'anato miemicroscopique, 1. Bd., 1897.

Pringsheim, Hans, Über den gegenwärtigen Stand der Stärkechemie; Die landwirtschaftlichen Versuchsstationen, 84. Bd., 1914, S. 267.

—, Neue Ergebnisse der Stärkechemie; Die Naturwissenschaften, Julius Springer, 1915, Heft 8.

Prowazek, Vitalfärbungen mit Neutralrot an Protozoen; Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, 63. Bd., 1898, S. 187.

—, Einführung in die Physiologie der Einzelligen (Protozoen); Teubner, 1910.

Przemycki, Über die intra-vitale Färbung des Kerns und des Protoplasmas; Biolog. Zentralblatt, 17. Bd., 1897, S. 321.

Puriewitsch, K., Über die selbsttätige Entleerung der Reservestoffbehälter; Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, 14. Bd., 1896, S. 207.

—, Physiologische Untersuchungen über die Entleerung der Reservestoffbehälter; Pringsheims Jahrbücher f. wissensch. Botanik, 31. Bd., 1898, S. 1.

Pütter, August, Vergleichende Physiologie; Jena, Gustav Fischer, 1911.

Quincke, Über direkte Fe-Reaktion in tierischem Gewebe; Archiv f. experimentelle Pathologie u. Pharmakologie, 37. Bd., 1896, S. 182.

Rabl, Untersuchungen über die menschliche Oberhaut und ihre Anhangsgebilde; Archiv f. mikroskopische Anatomie, 48. Bd., 1897.

Raciborski, Über die Entwicklungsgeschichte der Elaioplasten der Liliaceen; Anzeiger der Akademie der Wissenschaften in Krakau, 57. Bd., Juli 1893, S. 259.

Radlkofer, Über Krystalle proteïnartiger Körper pflanzlichen und tierischen Ursprungs; Leipzig 1859.

—, Zur Klärung von Theophrasta und der Theophrasteen; Sitzungsber. d. math. phys. Klasse d. K. Akademie d. Wissenschaften zu München, 19. Bd., Jahrg. 1889, (München 1890), S. 221.

—, Über die Gliederung der Familie der Sapindaceen; Sitzungsber. d. math. phys. Klasse d. Kgl. bayer. Akademie d. Wissenschaften zu München, 20. Bd., 1890, (München 1891), S. 105.

Ranvier, Compt. rend. des sc. de l'académie des sciences, Paris, t. 89, 1879, S. 667.
—, Sur la structure des cellules du corps muqueux; Compt. rend., 1882.
Rathje, Neuere Untersuchungen der Fette von Lycopodium, Secale cornutum, Semen Arecae und Semen Aleuritis cordatae; Archiv der Pharmazie, 1908, S. 692.
Rattray, Observations on the oil-bodies of the Jungermanniacee; Transactions and Proceedings of the Botanical Society of Edinburgh, March 1884, S. 123.
Raum, Zur Morphologie der Sproßspitze; Zeitschr. f. Hygiene, 10. Bd., 1891, S. 1.
Raunkjär, Krystalloider i Cellekjärner hos Pyrolaceer; Videnskabelige Meddelelsaer fra den naturhistoriske Forening i Kjöbenhavn for Aaret 1881, 1882, S. 70, mit Taf. IV.
—, Cellkjärnerkrystalloider hos Stylidium og Aeschynanthus; Botanisk Tidsskrift ungivet af den Botaniske Forening i Kjöbenhavn, 16. Bd., 1887, S. 41.
Regaud, Sur les mitochondries de l'épithélium séminal. Factes et hypothèses relatifs a leur constitution; Compt. rend. de la société de Biologie, 65. Bd., 1908, S. 718.
—, Études sur la structure des tubes séminifères et sur la spermatogénèse chez les Mammifères; Archives d'Anatomie microscopique, 11. Bd., 1909—1910, S. 291, Taf. XII—XV.
— et Policard, Sur la signification de la rétention du chrome par les tissus en technique histologique, au point de vue de lipoides et des mitochondries; Compt. rend. de la Société de Biologie, 74. Bd., 1913, S. 449 u. 538.
Reichenow, Eduard, Untersuchungen an Haematococcus pluvialis nebst Bemerkungen über andere Flagellaten; Arbeiten aus dem Kaiserlichen Gesundheitsamt, 33. Bd., Heft 1, 1909.
—, Fr., Zellstudien; Archiv f. mikroskopische Anatomie, 43. Bd., 1894.
—, Fr., Beiträge zur Histologie des Menschen; 1. Teil: Über Kristalloidbildungen in den interstitiellen Zellen des menschlichen Hodens; Archiv f. mikroskopische Anatomie u. Entwicklungsgeschichte, 47. Bd., 1896.
Reinke, J., Studien über das Protoplasma I—III: I. Die chemische Zusammensetzung des Protoplasma von Aethalium septicum. Von J. Reinke und H. Rodewald. II. Protoplasma-Probleme von J. Reinke. III. Der Prozeß der Kohlenstoffassimilation im chlorophyllhaltigen Protoplasma von J. Reinke; Untersuchungen aus dem Botan. Laboratorium der Universität Göttingen, 2. Heft, 1881.
—, —, Über aldehydartige Substanzen in chlorophyllhaltigen Pflanzenteilen; Berichte der deutschen chem. Gesellschaft, 14. Bd., 1881a, S. 2145.
—, — Studien über das Protoplasma, 2. Folge, 1883. Untersuchungen aus dem Botanischen Laboratorium der Universität Göttingen 3. Heft, 1883.
—, —, Die Welt als Tat; Berlin 1899.
—, —, Über Deformation von Pflanzen durch äußere Einflüsse; Botanische Zeitung, 1904, S. 81.
—, —, Einleitung in die theoretische Biologie; Berlin, 2. Aufl., 1911.
— und Braumüller, Untersuchungen über den Einfluß des Lichtes auf den Gehalt grüner Blätter an Aldehyd; Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, 17. Bd., 1899, S. 7.
— und Krätschmar, Studien über das Protoplasma; 2. Folge, 4. Heft, S. 59, 1883. Untersuchungen aus dem Botanischen Laboratorium der Universität Göttingen, 1879.
Rendle, On the development of the Aleurone-grains in the Lupine; Annals of Botany, 2. Bd., 1888, S. 161.
Rengel, C., Über die Veränderung des Darmepithels bei Tenebrio molitor während der Metamorphose; Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, 62. Bd., 1897.
Retterer, Note de technique relative au Tissu osseux; Compt. rend. hebd. du séances et mémoires de la société de Biologie, 15. Bd., 1898, S. 359.
—, Origine et structure des ostéoblastes et du tissu osseux; C. R. Soc. Biol., Paris (10), T. 5, 1898a.
—, Structure et évolution du cartilage transitoire; Journ. de l'anat. et de la phys., T. 36, 1900.
—, Structure et histogenèse de l'os; Journ. Anat. Physiol., Paris, Année 41, 1905.
Retzius, Die Interzellularbrücken des Eierstockeies und der Follikelzellen sowie über die Entwicklung der Zona pellucida; Verhandlungen der anatomischen Gesellschaft, Jena 1889, S. 10.

Rhumbler, Über Entstehung und Bedeutung der in den Kernen vieler Protozoen und in Keimbläschen von Metazoen vorkommenden Nucleolen. Eine Theorie der Erklärung der verschiedenartigen Gestalt dieser Gebilde; Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, 56. Bd., 1893, S. 328.
—, Beiträge zur Kenntnis der Rhizopoden. IV. Cyphoderia margaritacea Schlumb; Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, 61. Bd., 1895.
—, Versuch einer mechanischen Erklärung der indirekten Zell- und Kernteilung; Archiv f. Entwicklungsmechanik der Organismen, 3. Bd., 1896, S. 527.
—, Der Aggregatzustand und die physikalischen Besonderheiten des lebenden Zellinhaltes; Zeitschr. f. allgemeine Physiologie, 1. Bd., 1902, S. 279.
—, Der Aggregatzustand und die physikalischen Besonderheiten des lebenden Zellinhaltes, II. Teil; Zeitschr. f. allgemeine Physiologie, 2. Bd., 1903, S. 183.
— —, Das Protoplasma als physikalisches System; Ergebnisse der Physiologie, Asher und Spiro, 14. Jahrg., Wiesbaden, 1914, S. 474.
Rocchi, Grassi birifragenti allo stato cristallino liquido nei tessuti umani; Archiv f. Zellforschung, 10. Bd., 1913, S. 332.
Rodewald, H., Untersuchungen über die Quellung der Stärke, Kiel und Leipzig, 1896.
Rohde, Untersuchungen über den Bau der Zelle. I. Kern und Kernkörper; Zeitschrift f. wissenschaftl. Zoologie, 73. Bd., 1903.
—, Emil, Zelle und Gewebe in neuem Lichte. Wilh. Engelmann, Leipzig und Berlin, 1914.
Röhrmann, F., Über das Sekret der Bürzeldrüse; Beiträge zur chemischen Physiologie und Pathologie, Bd. 5, 1904, S. 110.
Romeis, Das Verhalten der Plastosomen bei der Regeneration; Anatomischer Anzeiger, 45. Bd., 1913, S. 1.
Rosanoff, F., Über die Kristalldrusen im Marke von Kerria japonica und Ricinus communis; Botanische Zeitung, 1865, S. 328.
— —, Über Kristalldrusen in den Pflanzenzellen; Botanische Zeitung, 1867, S. 41.
Rosen, Beiträge zur Kenntnis der Pflanzenzellen; I. Über tinktionelle Unterscheidung verschiedener Kernbestandteile und der Sexualzellen; Beiträge zur Biologie der Pflanzen, 5. Bd., 1892, S. 443.
—, Beiträge zur Kenntnis der Pflanzenzellen; III. Kerne und Kernkörperchen in meristematischen und sporogenen Geweben; Beiträge zur Biologie der Pflanzen, 7. Bd., 2. Heft, 1895, S. 225.
Rosenstadt, Über die Protoplasmafaser in den Epidermiszellen; Archiv f. mikrosk. Anatomie u. Entwicklungsgeschichte, 75. Bd., 1910, S. 659.
Rosenthal, Zur Kenntnis von Macrocystis und Talassiophyllum; Flora, 73. Bd., 1890, S. 105.
Rosoll, Beiträge zur Histochemie der Pflanze; Sitzber. d. K. Akad. d. Wiss. z. Wien, 89. Bd., 1. Abt., 1884, S. 137.
Rost, Über Kernfärbung an unfixierten Zellen und innerhalb des lebenden Tieres; Pflügers Archiv f. d. ges. Physiologie, 137. Bd., 1911, S. 359.
Rothert, Über die Gallen der Rotatorien Notommata Wernecki auf Vaucheria Walzi n. sp.; Jahrb. f. wissenschaftl. Botanik, 29. Bd., 1896, S. 525.
—, Die Kristallzellen der Pontederiaceen; Botan. Zeitung, 1900, S. 75.
— und Zalenski, Über eine besondere Kategorie von Kristallbehältern; Botan. Zentralbl., 80. Bd., 1899, 4. Quart., S. 1.
Roux, Gesammelte Abhandlungen über Entwicklungsmechanik der Organismen, 1. Bd., 1895, 2. Bd., 1895.
—, Eug., Sur la transformation de l'amylocellulose en amidon; Compt. rend., 140. Bd., 1905, S. 440.
Rubner, Die Quelle der tierischen Wärme; Zeitschr. f. Biologie, 12. Bd., 1894, S. 73.
—, Gesetze des Energieverbrauchs bei der Ernährung; Leipzig, 1902.
Rückert, Joh., Die erste Entwicklung des Eies der Elasmobranchier; Festschr. f. Carl v. Kupffer, Jena, Fischer, 1889.
Rudolph, Chondriosomen und Chromatophoren; Ber. d. Deutschen Botan. Gesellschaft, Bd. 30, 1912, S. 605.
Ruhland, Zur Kenntnis der intrazellularen Karyogamie bei den Basidiomyzeten; Botan. Zeitung, 59. Bd., 1901, S. 187.
—, Beiträge zur Kenntnis der Permeabilität der Plasmahaut; Jahrb. f. wissenschaftl. Botanik, 46. Bd., 1909, S. 1.
—, Studien über die Aufnahme von Kolloiden durch pflanzliche Plasmahaut; Jahrb. f. wissenschaftl. Botanik, 51. Bd., 1912, S. 376.

Russow, E., Über Tüpfelbildung und Inhalt des Bastparenchyms usw., Sitzungsb. d. Dorpater Naturf. Gesellschaft vom 22. April 1882, S. 350—389.
— —, Über den Zusammenhang der Protoplasmakörper benachbarter Zellen; Sonderabdruck aus den Sitzungsb. der Dorpater Naturf. Gesellsch., Sept. 1883, S. 562.
—, Über das Vorkommen von Kristalloiden bei Pinguicula vulgaris; Sitzungsb. der naturf. Gesellsch. bei der Universität Dorpat, 5. Bd., 1881, S. 417.
Rysselberghe, van, Bull de l'Acad. roy. de Belgique, 1901, S. 173.
Rywosch, Einiges über ein in den grünen Zellen vorkommendes Öl und seine Beziehungen zur Herbst-Färbung des Laubes; Ber. der Deutschen Botan. Gesellschaft, 15. Bd., 1897, S. 195.
Saake, W., Studien über Glykogen, Dissertation, München, 1893.
Sabussow, H., Über Kristalloide in den Kernen von Epithelzellen bei Planarien Zoolog. Anzeiger, 33. Bd., 1908.
Sachs, Mikrochemische Untersuchungen; Flora, 45. Bd., 1862, S. 289.
—, Handbuch der Experimental-Physiologie der Pflanzen, Leipzig, 1865.
Sachsse, Sitzungsbericht der naturforschenden Gesellschaft zu Leipzig, 1876.
Saguchi, Über die Mitochondrien (Chondriokonten und mitochondrialen Stränge = sog. Eberth'sche intracelluläre Gebilde) in den Epidermiszellen der Anurenlarven nebst Bemerkungen über die Frage der Epidermis-Cutisgrenze; Archiv f. mikrosk. Anatomie, 83. Bd., (I), 1913, S. 177.
Salter, J. H., Zur näheren Kenntnis der Stärkekörner; Jahrb. f. wissenschaftl. Botanik, 32. Bd., 1898, S. 117.
Samec, Studien über Pflanzenkolloide; I. Die Lösungsquellung der Stärke bei Gegenwart von Kristalloiden, Dresden, 1912.
Sapéhin, Untersuchungen über die Individualität der Plastide; Ber. d. Deutschen Botan. Gesellschaft, 31. Bd., 1913a, S. 14.
—, Untersuchungen über die Individualität der Plastide; Archiv f. Zellforschung, 13. Bd., 1915, S. 319.
Sassi, Einiges über Flagellaten; Mitteil. des Naturwissenschaftl. Vereins a. d. Universität Wien, Jahrg. V.
Schaar, Die Reservestoffbehälter der Knospe von Fraxinus excelsior; Sitzungb. der Mathem.-naturwissenschaftl. Klasse d. K. Akad. d. Wissenschaften, Wien, 99. Bd., 1. Abt., 1890, S. 291.
Schäfer, E. A., Das Leben, Präsidialrede, übersetzt von Charlotte Fleischmann; Berlin, Springer, 1913.
Schaffer, Bemerkungen zur Histologie des Knochengewebes; Anatom. Anzeiger, 14. Bd., 1898, S. 429.
—, Zur Kenntnis der glatten Muskelzellen, insbesondere ihrer Verbindungen; Zeitschrift f. wissenschaftl. Zoologie, 66. Bd., 1899, S. 214.
—, Über den feineren Bau und die Entwicklung des Knorpelgewebes und über verwandte Formen der Stützsubstanz; Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie, 70. Bd., 1901, S. 109.
Schaudinn, Untersuchungen über den Generationswechsel bei Coccidien; Zoolog. Jahrb., Abt. f. Anat. und Ontog. der Tiere, V, 1900.
Schenk, Heinrich, Untersuchungen über die Bildung von zentrifugalen Wandverdickungen an Pflanzenhaaren und Epidermen, Dissertation, Bonn, 1884.
Scherrer, Die Chromatophoren und Chondriosomen von Anthoceros; Ber. der Deutschen Botan. Gesellschaft, 31. Bd., 1913, S. 493.
—, Untersuchungen über Bau und Vermehrung der Chromatophoren und das Vorkommen von Chondriosomen bei Anthoceros; Flora, 107. Bd., 1914, S. 1. (Auch Festschrift zur Eröffnung des Neuen Instituts f. allgem. Botanik, an der Universität Zürich, Jena, Fischer, 1914, S. 177.
Schewiakoff, Über die Natur der sogen. Exkretkörner der Infusorien, Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie, 57. Bd., 1893.
Schil, Recherches sur la glande mammaire; Thèse, Nancy, 1912.
Schimper, A. F. W., Untersuchungen über die Proteinkristalle der Pflanzen; Dissertation, Straßburg, 1878.
—, Untersuchungen über die Entstehung der Stärkekörner; Botan. Zeitung, Nr. 52, 1880, S. 881.
—, Über die Kristallisation der eiweißartigen Substanzen; Zeitschr. f. Kristallographie und Mineralogie, 5. Bd., 1881, S. 131.
—, Über die Gestalt der Stärkebildner und Farbkörper; Botan. Zentralbl., 12. Bd., N. 5, 1882, Nr. 44, S. 175.

Schimper, A. F. W., Über die Entwicklung der Chlorophyllkörner und Farbkörper; Botan. Zeitung, Nr. 7, 8, 9, 1883.
—, Über die Entwicklung der Chlorophyllkörner und Farbkörper; Botan. Zeitung, Nr. 10, 1883a, S. 153.
—, Untersuchungen über die Chlorophyllkörner und die ihnen homogenen Gebilde; Jahrb. f. wissenschaftl. Botanik, 16. Bd., 1885a, S. 1.
—, Über die Bildung und Wanderung der Kohlehydrate in Laubblättern; Botan. Zeitung, 1885b.
—, Über Kalkoxalatbildung in den Laubblättern; Botan. Zeitung, 1888, S. 65.
—, Zur Frage der Assimilation der Mineralsalze durch die grüne Pflanze; Flora, 1890, S. 207.
Schleiden, Beiträge zur Phytogenesis; Müllers Archiv f. Anat., Physiol. und wissenschaftl. Medizin, 1838.
Schmidt, Emil, Über den Plasmakörper der gegliederten Milchröhren; Botan. Zeitung, 1882, S. 435.
—, Ernst, Lehrbuch der Pharmazeutischen Chemie, Braunschweig, 2. Bd., 2. Abt., 1911.
— —, Willy, Pflanzliche Mitochondrien; Progressus rei botanicae, 1911, S. 163.
— — —, Das Verhalten von Spirogyrazellen nach Einwirkung hoher Zentrifugalkräfte; Ber. der Deutschen Botan. Gesellschaft, 32. Bd., 1914a, S. 35.
— — —, Einige neue Arbeiten über pflanzliche Chondriosomen; Zeitschr. f. Botanik, 1914b.
—, R. H., Aufnahme und Verbreitung von fettem Öl durch die Pflanzen; Flora, 1891, S. 300.
Schmiedeberg, Über die Darstellung der Para-Nuß-Kristalle; Zeitschr. f. physiologische Chemie, 1. Bd., 1877—78, S. 205.
Schmitz, Untersuchungen über die Struktur des Protoplasma und der Zellkerne der Pflanzenzelle; Sitzungsb. der Niederrh. Gesellschaft f. Natur- u. Heilkunde, Bonn, 1880, Sitzungsb., S. 159.
—, Untersuchung der Befruchtung der Florideen; Sitzungsb. d. Kgl. preuß. Akad. der Wissenschaften zu Berlin, 1. Halbbd., 1883, S. 215.
—, Die Chromatophoren der Algen; Verhandl. des naturwissenschaftl. Ver. d. Preuß. Rheinlande und Westfalen, 40. Bd., 1883a; Bonn 1882, S. 1.
—, Über die Befruchtung der Florideen; Sitzungsb. d. Berliner Akad., 1. Halbbd., 1883b, S. 215.
—, Beiträge zur Kenntnis der Chromatophoren; Jahrb. f. wissenschaftl. Botanik, 15. Bd., 1884, S. 1.
Schneider, Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere; Jena, 1902.
Schniewind—Thies, Beiträge zur Kenntnis der Septalnektarien, Jena, 1897.
Schorler, Untersuchungen über die stärkeführenden Zellen der Hölzer; Jenaische Zeitschr. f. Naturwissenschaft, 16. Bd., 1883.
Schottländer, Beiträge zur Kenntnis des Zellkerns und der Sexualzellen bei Kryptogamen; Beiträge zur Biologie der Pflanzen, 6. Bd., 1893, S. 267.
Schreiner, K. E., Zur Kenntnis der Zellgranula; Untersuchungen über den feineren Bau der Haut von Myxine glutinosa, 1. Teil, 1. Hälfte, Archiv f. mikrosk. Anat., 1. Abt., 98. Bd., 1917, S. 79.
Schridde, Die Protoplasmafasern der menschlichen Epidermis; Archiv f. mikrosk. Anatomie, 67. Bd., 1906, S. 298.
Schröder, G., Über die Austrocknungsfähigkeit der Pflanzen; Untersuchungen aus dem Botan. Institut zu Tübingen, 2. Bd., Leipzig, 1886.
—, Handbuch der Entomologie, 3. Lief. (1. Bd., Bg. 21—30), 1913.
Schuberg, A., Über den Bau und die Funktion der Haftapparate des Laubfrosches; Arb. des zoolog. Instituts Würzburg, 10. Bd., 1891.
— —, Über den Zusammenhang verschiedenartiger Gewebezellen im tierischen Organismus; Sitzungsb. der physikalisch-medizin. Gesellschaft zu Würzburg, 1893, S. 44.
— —, Untersuchungen über Zellverbindungen; Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie, 74. Bd., 1903, S. 155.
— —, Untersuchungen über Zellverbindungen; Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie, 87. Bd., 1907, S. 551.
— —, Untersuchungen über Zellverbindungen; II. Teil; Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie, 87. Bd., 1907, S. 551.
Schubotz, H., Beiträge zur Kenntnis der Amoeba blattae und Amoeba proteus; Archiv f. Protistenkunde, 6. Bd., 1905, S. 1.

Schullerus, J., Die physiologische Bedeutung des Milchsaftes von Euphorbia Lathyris L., Abhandl. d. Bot. Ver. d. Prov. Brandenburg, 24. Bd., 1882.
Schultz, Julius, Die Maschinentheorie des Lebens; Göttingen, 1909.
—, P., Die glatte Muskulatur der Wirbeltiere; Archiv f. Anat. und Physiol., Phys. Abt., 1895.
Schultz, Ernst, Über Reservestoffe in immergrünen Blättern; Flora, 71. Bd., 1888, S. 223.
—, Friedr. N., Die Kristallisation von Eiweißstoffen und ihre Bedeutung für die Eiweißchemie; Jena, Fischer, 1901.
—, Gustav, Farbstofftabellen, Berlin, 1914.
Schultze, F. E., Über die Verbindung der Epithelzellen untereinander; Sitzungsb. d. Akad. d. Wissenschaft, Berlin, 2. Bd., 1896, S. 971.
—, O., Die vitale Methylenblaureaktion der Zellgranula; Anatom. Anzeiger, 1. Jahrg., 1886, S. 684.
— —, Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung des Amphibieneies; Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie, 45. Bd., 1887.
— —, Über die Anwendung der Osmiumsäure und eine neue Osmiumhämatoxylinmethode; Zeitschr. f. wissenschaftl. Mikroskopie, 27. Bd., 1910, S. 465.
Schumacher, S., Über die Lymphdrüsen des Macacus rheus; Archiv f. mikrosk. Anatomie, 48. Bd., 1897.
— v., Über eine besondere Form des blasigen Stützgewebes vom chordoiden Typus mit Fetteinlagerung; Anatom. Anzeiger, 48. Bd., 1915, S. 385.
Schürhoff, P. N., Die Beziehungen des Kernkörperchens zu den Chromosomen und Spindelfasern; Flora, 10. Bd., 1. u. 2. Heft, 1917. S. 52.
Schustow, L. v., Über Kernteilungen in der Wurzelspitze von Allium cepa; Archiv f. Zellforschung, 11. Bd., 1913, S. 340.
Schwalbe, Neuere Färbungstheorien, Stuttgart, Encke, 1907.
Schwarz, Frank, Die Morphologie und chemische Zusammensetzung des Protoplasmas; Beitr. zur Biologie der Pflanzen, herausgegeb. von Dr. F. Cohn, 5. Bd., 1. Heft, 1887.
Schwarze, Über stäbchenhaltige Lymphzellen bei Vögeln; Zentralbl. f. die mediz. Wissensch., 1880.
Schweidler, Die Eiweiß- oder Myrosinzellen der Gattung Arabis; Beihefte zum Botan. Zentralbl., 26. Bd., 1910, S. 422.
Schwendener, Einige Beobachtungen an Milchsaftgefäßen; Sitzungsb. d. Kgl. preuß. Akad. d. Wissensch. z. Berlin, 1885, S. 326.
Sedwick, The Development of the Cape Species of Peripatus, Part. II; Quart. Journ. Micr. Soc., 26. Bd., S. 175, 1886.
—, On the inadequacy of the cellular theory of development and the early development of nerves, particulary of the third nerve and of the Sympathic in Elasmobranches; Quart. Journ. Micr. Soc., 37. Bd., 1895.
Senn, Gustav, Die Gestalts- und Lageveränderung der Pflanzen-Chromatophoren; Leipzig, 1908.
Simon, C., Sind die Milchröhren Leitungsorgane; Beihefte z. Botan. Zentralbl., 35. Bd., 1. Abt., 1918, S. 183.
—, M., Über das mikroskopische Verhalten des Glykogens in normalen menschlichen Schleimhäuten; Dissertation, Königsberg, 1901.
Sjöbring, N., Über das Formol als Fixierungsmethode; Anat. Anz., Bd. 17.
Sjövall, Einar, Über die Spinalganglienzellen des Igels; Ein neuer Befund von kristalloiden Bildungen in Nervenzellen. Die intracellulären „Kanälchen"-systeme; Anatomische Hefte, Anat. Abt., 18. Bd., 1902.
Smith, (Grant), The haustoria of the Erysiphe; Botanical Gazette, Vol. 29, 1900, S. 153.
—, J., Lorain, On the simultaneous staining of fat and fatty acid bei Oxazine dyes; The Journ. of Path. a. Bact., 12, 1907.
Smirnow, A. E., von, Einige Beobachtungen über den Bau der Spinalganglienzellen bei einem viermonatlichen menschlichen Embryo; Archiv f. mikrosk. Anatomie u. Entwicklungsgeschichte, 59. Bd., 1902.
Smirnow, A. E., von, Über die Mitochondrien und den Golgischen Bildungen analogen Strukturen in einigen Zellen von Hyacinthus orientalis; Anatomische Hefte, 32. Bd., 1907, S. 143; Mit Taf. 20 von Merkel u. Bonnet.
Solereder, H., Studien über die Tribus der Gaertnereen Benth.-Hook.; Ber. der Deutschen Botan. Gesellschaft, 8. Bd., 1890, S. (70).
— —, Anatomie der Dicotyledonen; Stuttgart, 1899; Ergänzungen, Stuttgart, 1908.

Solger, Zur Kenntnis osmirten Fettes; Anatom. Anzeiger, 8. Bd., 1893, S. 647.
Sosnowski, Beiträge zur Chemie der Zelle; Zentralbl. f. Physiologie, 13. Bd., 1900, S. 267.
Sorauer, Annal. d. Landwirtschaft; 52. Bd., 1868, S. 156.
Spangaro, S., Über die histologischen Veränderungen des Hodens, Nebenhodens und Samenleiters von Geburt an bis zum Greisenalter, mit besonderer Berücksichtigung der Hoden-Atrophie, des elastischen Gewebes und des Vorkommens von Kristallen im Hoden; Anat. Hefte, 1. Abt., 18. Bd., 1902.
Spencer, Herbert, Principles of Biology, Vol. I, 1863—64.
—, Principes de biologie (trad. franc, par M. E. Cazelles), Paris 1888, Tome 1: La matière organique.
Sperlich, Die Zellkernkristalloide von Alectorolophus; Beihefte zum Botan. Zentralbl., 21. Bd., 1906 (Sonderabzug).
—, Jod, ein brauchbares mikrochemisches Reagens für Gerbstoff, insbesondere zur Darstellung des Zusammenhanges der Verteilung von Gerbstoff und Stärke in pflanzlichen Geweben; Ber. der Deutschen Botan. Gesellschaft, 1917a.
—, Jod, ein brauchbares mikroskopisches Reagens für Gerbstoff usw.; Sitzungsb. d. K. Akad. d. Wiss. in Wien, Math. naturwissenschaftl. Klasse, Abt. 1, 126. Bd., 1917b.
Spiess, Über die Farbstoffe der Aleuronkörner; Österreich. botan. Zeitschr., 56. Bd., 1904, S. 440.
Spuler, Über die Verbindungskanälchen der Höhlen der Knochenzellen; Anatom. Anzeiger, 14. Bd., 1898, S. 389.
Stahl, Ernst, Pflanzen und Schnecken; Jena, 1888.
Staritz, Über einen neuen Inhaltskörper der Siebröhren einiger Leguminosen; Festschrift zur 250jährigen Jubelfeier des Gymnasiums zu St. Magdalena in Breslau, 1893.
Stauffacher, Neue Beobachtungen auf dem Gebiete der Zelle usw.; Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie, 98. Bd., 1911.
Steffen, Histologische Vorgänge beim Veredeln, Dissertation, 1908.
Stein, Über Ölkörper bei Oenotheraceen; Österreich. botan. Zeitschr., 45. Jahrg., 1915, S. 43.
Steinbrinck, C., Ist die Cohäsion des schwindenden Füllwassers der dynamischen Zellen die Ursache der Schrumpfungsbewegungen der Antherenklappen, Sporangien und Moosblätter? Ber. der Deutschen Botan. Gesellschaft, 1898. S. 97.
— —, Über den hygroskopischen Mechanismus von Staubbeuteln und Pflanzenhaaren; Festschrift für Schwendener, 1900, S. 165.
— —, Über den Kohäsionsmechanismus der Roll- und Faltblätter von Polytrichum commune und einigen Dünengräsern; Ber. der Deutschen Botan. Gesellschaft, 1908, S. 399.
Steinhausen, Die Morphologie der Milchabsonderung; Archiv f. Anatomie und Physiologie, Physiolog. Abt., Suppl., Jahrg. 1892, S. 54.
Steinmann, A. B., Studien über die Azidität des Zellsaftes beim Rhabarber; Zeitschr. f. Botanik, 1917, S. 1.
Stern, Marg., Histologische Beiträge zur Sekretion der Bürzeldrüse; Archiv f. mikrosk. Anatomie und Entwicklungsgeschichte, 66. Bd., 1905, S. 299.
Stiepel, C., Fette, Öle, Wachse; Leipzig, 1911.
Stock, Ein Beitrag zur Kenntnis der Proteinkristalle; Cohn's Beiträge zur Biologie der Pflanzen, 6. Bd., 1893. S. 213. (Auch Dissertation, Tübingen, 1892.)
Stocklasa und Matusek, Beiträge zur Kenntnis der Ernährung der Zuckerrübe; Jena, 1916.
Stöhr, Adolf, Letzte Lebenseinheiten und ihr Verband in einem Keimplasma; Leipzig und Wien, 1897.
— —, Der Begriff des Lebens; Heidelberg, 1909.
—, Philipp, Lehrbuch der Histologie; Jena, 1901; Jena, 1915, 16. Aufl.
Stolc, Antonie, Über kernlose Individuen und kernlose Teile von Amoeba proteus; Archiv f. Entwicklungsmechanik, 29. Bd., 1910, S. 152.
Strasburger, Über den Teilungsvorgang der Zellkerne, Bonn, 1882.
—, Über den Zellkern; Botan. Zeitung, 40. Bd., 1882a.
—, Die Kontroversen der indirekten Kernteilung, Bonn, 1884.
—, Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen als Grundlage für eine Theorie der Zeugung; Jena, Fischer, 1884a.

Strasburger, Kern- und Zellteilung im Pflanzenreiche nebst einem Anhang über Befruchtung; Jena, 1888. (Histologische Beiträge, Heft 1.)
—, Schwärmsporen, Gameten usw.; Histologische Beiträge, Heft IV, 1892, S. 47.
—, Karyokinetische Probleme; Jahrb. f. wissenschaftl. Botanik, 28. Bd., 1895. S. 151.
—, Kernteilung und Befruchtung bei Fucus; Jahrb. f. wissenschaftl. Botanik, 30. Bd., 1897, S. 351.
—, E., Über Zytoplasmastrukturen, Kern- und Zellteilung; Jahrb. f. wissenschaftl. Botanik, 30. Bd., 1897, S. 376.
—, Die pflanzlichen Zellhäute; Pringsh. Jahrb. f. wissenschaftl. Botanik, 31. Bd., 1898, S. 511.
—, Über Plasmaverbindungen pflanzlicher Zellen; Jahrb. f. wissenschaftl. Botanik, 36. Bd., 1901, S. 493.
—, Typische und allotypische Kernteilung; Jahrb. f. wissenschaftl. Botanik, 42. Bd., 1906, S. 1.
—, Die Ontogenie der Zelle seit 1875; Progressus rei botanicae, 1. Bd., 1907, S. 1.
—, Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechts, Apogamie, Parthenogenesis und Reduktionsteilung; Histologische Beiträge, Jena, Fischer, 7 Heft, 1909.
—, Pflanzliche Zellen- und Gewebelehre; in „Kultur der Gegenwart", Teubner 2. Bd., 3. Teil, 4. Abt., 1. Botan. Teil, 1913.
Strasser, Zur Entwicklung der Extremitätenknorpel bei Salamandern und Tritonen; Morphol. Jahrb., 5. Bd., 1879.
Stricht, van der, Recherches sur le cartilage hyalin; Archives de Biologie, 1887, Taf. 7.
Strohmer, Brechungsexponent einiger Öle; Chem. Zentralbl., 2. Bd., 1889, S. 213, (Referat von Proskauer).
Studnička, Über das Vorhandensein von interzellulären Verbindungen im Chordagewebe; Zoolog. Anzeiger, 20. Bd., 1897a.
—, Über das Gewebe der Chorda dorsalis und den sogen. Chordaknorpel; Sitzungsb. d. Kgl. Ges. d. Wiss., Prag, 1897b.
—, Die Knorpelkapseln in den Knorpeln von Petromyzon; Anatom. Anzeiger, 14. Bd,. 1898, S. 283.
—, Weitere Bemerkungen über das Knorpelgewebe der Cyclostomen und seine Histogenese; Archiv f. mikrosk. Anatomie, 51. Bd., 1898a, S. 452.
—, Über die interzellulären Verbindungen, den sogen. Cuticularsaum und den Flimmerbesatz der Zellen; Sitzber. d. Kgl. böm. Ges. d. Wiss., math. physik. Klasse. 21. Bd., 1898b.
—, Untersuchungen über den Bau der Epidermis der nervösen Zentralorgane; Anatom. Hefte, 15. Bd., 1. Abt., 1900, S. 303.
—, Über die Analogie der Protoplasmafaserungen der Epithel- und Chordazellen mit Bindegewebsfasern; Sitzungsb. d. Kgl. böhm. Gesellschaft d. Wissenschaften, math. naturwissenschaftl. Klasse, Jahrg. 1902, S. 48.
—, Über das Epithel der Mundhöhle von Chimaera; Bibliographie anatomique, 11. Bd., 1902, S. 217.
—, Über Stachelzellen und sternförmige Zellen in Epithelien; Sitzungsb. d. böhm. Gesellschaft d. Wissenschaften, 1902a, S. 42.
—, Schematische Darstellung der Entwicklungsgeschichte einiger Gewebe; Anatom. Anzeiger, 22. Bd., 1903, S. 537.
—, Histologische und histogenetische Untersuchungen über das Knorpel-, Vorknorpel- und Chordagewebe; Anat. Hefte, 21. Bd., 1903b, S. 283.
—, Zur Lösung der Dentinfrage; Anat. Anzeiger, 35. Bd., 1909a.
—, Vergleichende Untersuchungen über die Epidermis der Vertebraten; Anat. Hefte, 39. Bd., 1909b.
—, Das Mesenchym und das Mesostroma der Froschlarven und deren Produkte; Anatom. Anzeiger, 40. Bd., 1912, S. 33—62.
—, Die Plasmodesmen und die Cytodesmen; Anatom. Anzeiger, 40. Bd., 1912a, S. 497—506.
—, Ein weiterer Beitrag zur Kenntnis der Zellverbindungen (Cytodesmen) in den netzartigen (gerüstartigen) Grundsubstanzen; Anatom. Anzeiger, 48. Bd., Nr. 16, 1915, S. 396.
Sumbal, J., Über das Volutin, Chromatin u. Nuklein; Zeitschr. f. allgem. Physiologie, Bd. 15, 1913, 4. Heft.

Svedelius, Nils, Über den Generationswechsel bei Delesseria sanguinea; Svensk Botanisk Tidskrift, 5. Bd., 1911, S. 260.
— —, Über die Tetradenteilung in den vielkernigen Tetrasporangiumanlagen bei Nitophyllum muctatum; 32. Bd., 1914, S. 48.
Swingle, Zur Kenntnis der Kern- und Zellteilung bei den Sphacelariaceen; Jahrb. f. wissenschaftl. Botanik, 30. Bd., 1897, S. 297.
Tabula, Über die Frucht und Keimpflanze von Rhus succedanea; Journ. of Univ. Tokyo, 23. Bd., 1907, S. 1.
Tangl, Über offene Kommunikationen zwischen den Zellen des Endosperms einiger Samen; Pringsh. Jahrb., 12. Bd., 1879—1884, S. 170.
—, Die Kern- und Zellteilung bei der Bildung des Pollens von Hemerocallis fulva L.; Denkschrift der math. naturwissenschaftl. Klasse der Akad. der Wiss. zu Wien, 95. Bd., 2. Abt., 1882, S. 65.
—, Studien über das Endosperm einiger Gramineen; Sitzungsb. der Akad. der Wiss. zu Wien, 93. Bd., 1885, S. 72.
Tellyesniczky, Über die Fixierungs- (Härtungs-) Flüssigkeiten; Archiv f. mikrosk. Anatomie, 52. Bd., 1898, S. 202.
Terletzki, Über den Zusammenhang des Protoplasmas benachbarter Zellen und über Vorkommen von Protoplasma in Zwischenräumen; Ber. der Deutschen Botan. Gesellschaft, 2. Bd., 1884a, S. 169, Vorläufige Mitteilung.
—, Anatomie der Vegetationsorgane von Struthiopteris germanica Willd. und Pteris aquilina L.; Jahrb. f. wissenschaftl. Botanik, 15. Bd., 1884b.
Terni, Condriosomi, idiozoma e formazioni periidiozomiche nella spermatogenesi degli Anfibii; Archiv f. Zellforschung, 12. Bd., 1914, S. 1.
Thoday, Mary, G., (Sykes), On the Histological relations between Cuscuta and its host; Annals of Botany, 12. Bd., 1911, S. 655.
Thuret—Bornet, Etudes physiologiques, Paris, 1878.
Tichmeneff, Über Eiweißspeicherung in der Leber; Biochem. Zeitschrift, 59. Bd., 1914.
Tieghem, v., Nouvelles recherches sur les Mucorinées; Annales des scien. naturelles, Botanique Ser. VI, 1. Bd., 1875.
Tischutkin, Die Pilze der Gattung Achorion, Dissertation, St. Petersburg, 1894 (russisch).
Tobler, Zur Physiologie des Milchsaftes einiger Kautschukpflanzen; Ber. der Deutschen Botan. Gesellschaft, 1913, S. 617.
—, Fr., Physiologische Milchsaft- und Kautschukstudien; Jahrb. f. wissenschaftl. Botanik, 54. Bd., 1914.
Townsend, Ch. O., Der Einfluß des Zellkerns auf die Bildung der Zellhaut; Jahrb. f. wissenschaftl. Botanik, 1897, S. 484.
Traube, Physikalische Chemie, 1904.
Trécul, Note sur des cristaux organisés et visants; Compt. rend. 47., August 1858, S. 255.
Triepel, H., Zu den Zellbrücken in der glatten Muskulatur; Anatom. Anzeiger, 13. Bd., 1897, S. 501.
Tromp de Haas, W. R., Relation entre la composition du latex du Hevea brasiliensis et la saignée; Ann. d. jard. Botan. de Buitenzorg 1910, Suppl. 3.
Tröndle, Der Nukleolus von Spirogyra und die Chromosomen höherer Pflanzen; Zeitschrift f. Botanik, 4. Jahrg., 1912, S. 721.
—, Eine neue Methode zur Darstellung der Plasmodesmen; Verh. schweiz. naturf. Gesellschaft, 96. Bd., 1913, S. 213—217.
Tschermak, Allgemeine Physiologie; Berlin, 1916.
Tschirch, Ucuhaba, die Samen von Myristica surinamensis; Archiv der Pharmazie, Heft 14, 1887.
—, Über die Kalkoxalate in den Aleuronkörnern der Samen und ihre Funktion; Ges. Nat. Fr. zu Berlin, 19. April 1887, S. 51.
—, Die Harze und die Sekretbehälter, Leipzig, Bornträger, 1900.
— und Kritzler, Mikrochemische Untersuchungen über die Aleuronkörner; Ber. der Deutschen pharm. Gesellschaft, 10. Jahrg., 1900, S. 214.
Tunmann, Zur Kenntnis des Faulbaumes und seiner Glykoside; Pharm. Zentralbl., 48. Bd., 1907, S. 99.
—, Pflanzenmikrochemie; Berlin, Bornträger, 1913.
Ubbelohde, Handbuch der chemischen Analyse und Technologie der Öle und Fette; 3 Bde., Leipzig, 1908.

Uhlenhuth, Das biologische Verfahren zur Erkennung und Unterscheidung von Menschen- und Tierblut sowie anderer Eiweißsubstanzen und seine Anwendung in der forensischen Praxis; Jena, Fischer, 1905.

Ulzer und Klimont, Allgemeine und physiologische Chemie der Fette; Berlin, 1906.

Unna, Archiv für mikroskopische Anatomie, 12. Bd., 1876, S. 674.

—, Zur Chemie der Zelle; Berliner klinische Wochenschrift 1913, Nr. 18—20. Sonderdruck.

Unger, Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Milchdrüse; Anat. Hefte, 1898; Bd. 10, Abt. I, S. 151.

—, Apoth. Ztg., Bd. 27, 1912, S. 1022.

Valenciennes, A. & Fremy, Recherches sur la composition des oeufs dans la série des animaux (3 Abhandlungen); S. 469, 525 u. 570). Comptes Rend. hebdom. des Séances de l'Acad. des sciences, 38. Bd., 1854.

Verworn, Max, Biologische Protisten-Studien; Zeitschrift f. wissenschaftl. Zoologie, 46. Bd., 1888, S. 455.

— —, „Die physiologische Bedeutung des Zellkerns"; In Pflügers Archiv, 51. Bd., 1891.

— —, Die Biogenhypothese; Jena, 1903.

— —, Allgemeine Physiologie; Jena, 4. Aufl., 1903a; 5. Aufl., 1909; 6. Aufl., 1915.

Vines, On the chemical composition of the aleuron grains; Proceed. of the Royal Society of London, Vol. 28, 1879, S. 218; Vol. 30, 1880, S. 387; Vol. 31, 1881, S. 59.

Vries, H. de, Über die Bedeutung der Kalkablagerung in der Pflanze; Landwirtschaftl. Jahrb., 1881.

— —, Über einige Nebenprodukte des pflanzlichen Stoffwechsels; Landwirtschaftl. Jahrb., 10. Bd., 1881a.

— —, Plasmolytische Studien über die Wand der Vakuolen; Jahrb. f. wissenschaftl. Botanik, 16. Bd., 1885, S. 465.

— —, Über die Aggregation im Protoplasma von Drosera rotundifolia, Botan. Zeitung, 1886, S. 1.

— —, Intrazellulare Pangenesis; Jena, 1889.

Vöchting, Über Transplantation am Pflanzenkörper, 1892.

Vuillemin, Etudes biologiques sur les Champignons; Bull. de la Soc. des sc. de Nancy 1886, S. 32.

Wagener, G. R., Bemerkungen über den Eierstock und den gelben Körper; Archiv f. Anatomie und Physiologie, Anatom. Anzeiger, Jahrg. 1879.

Wager, H., Observations on the structure of the nuclei in Peronospora parasitica and on their behaviour during the formation of the Oospore; Annals of Botany, 6. Bd., 1892, S. 146.

— —, On nuclear division in the Hymenomycetes; Annals of Botany, 7. Bd., 1893, S. 489.

— —, The Nucleolus and Nuclear Division in the Root-Apex of Phaseolus; Ann. of Botany, 18. Bd., 1904, S. 29.

Wahrlich, W., Zur Anatomie der Zelle bei Pilzen und Fadenalgen; St. Petersburg, 1892, mit 3. Taf.

Wakker, Studien über die Inhaltskörper der Pflanzenzelle; Jahrb. f. wissenschaftl. Botanik, 19. Bd., 1888, S. 423.

—, Ein neuer Inhaltskörper der Pflanzenzelle; Jahrb. f. wissenschaftl. Botanik, 23. Bd., 1892, S. 1.

Waldeyer, W., Die Geschlechtszellen; In Oskar Hertwig, Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere; Jena, Fischer, 1. Bd., 1. Teil, 1916, S. 86.

— —, Kittsubstanz, Grundsubstanz, Endothel und Epithel; Archiv f. mikrosk. Anatomie und Entwicklungsgeschichte, 57. Bd., 1909.

Walker and Debaisieux, On the Behaviour of the Nucleoli in the Cells of Malignant Growths; Proceedings of the Royal Society of Medicine, 1909.

— and Embleton, Observations on the Nucleoli of Hydra fusca; Quarterly Jour. of Experimental Physiology, 1. Bd., 1908, S. 3.

— and Toyer, Observations on the History and possible Function of the Nucleoli in the Vegetative Cells of Various Animals and Plants; Quarterly Journal of Experimental Physiology, Vol. II, Nr. 2, 1909.

Warlich, Über Kalziumoxalat in der Pflanze; Dissertation, Marburg, 1890.
Wasielewski, Über Fixierungsflüssigkeiten in der botanischen Mikrotechnik; Zeitschrift f. wissenschaftl. Mikroskopie, 16. Bd., 1899, S. 303.
Weevers, Untersuchungen über die Lokalisation und Funktion des Kaliums in der Pflanze; Recueil des Travaux bot. Néerlandais, 8. Bd., 1911, S. 289.
Wehmer, Die Oxalatabscheidung im Verlauf der Sproßentwicklung von Symphoricarpus racemosa; Bot. Ztg., 1891, S. 149.
—, Die Pflanzenstoffe; Jena, Fischer, 1911.
Weidenreich, Über den Bau und Verhornung der menschlichen Oberhaut; Archiv f. mikrosk. Anatomie, 56. Bd., 1900.
Weimarn, P. P. v., Grundzüge der Dispersoidchemie; Dresden, 1911.
Weismann, A., Das Keimplasma. Eine Theorie der Vererbung; Jena 1892.
Welsch, Über das Vorkommen und die Verbreitung der Sterine im Tier- und Pflanzenreich; Inaugural-Dissertation, Freiburg, 1909.
Went, Beobachtungen über Kern- und Zellteilung; Ber. der Deutschen Botan. Gesellschaft, 5. Bd., 1887, S. 247.
—, Die Vermehrung der normalen Vakuolen durch Teilung; Jahrb. f. wissenschaftl. Botanik, 19. Bd., 1888, S. 295.
—, Die Entstehung der Vakuolen in den Fortpflanzungszellen der Algen; Jahrb. f. wissenschaftl. Botanik, 21. Bd., 1890, S. 290.
Werminski, Über die Natur der Aleuronkörner; Ber. der Deutschen Botan. Gesellschaft, 1888, S. 199.
Werner, Zur Histologie der glatten Muskulatur; Dissertation, Jurjew, 1894.
Wheeler, The behavior of the centrosomes in the fertilized egg of Myzostoma glabrum Leuckart; Journal of Morphology, 10. Bd., 1895, S. 305.
Wichmann, Über die Kristallform der Albumine; Zeitschrift f. physiol. Chemie, 27. Bd., 1899, S. 575.
Wiesner, Julius, Die Elementarstruktur und das Wachstum der lebenden Substanz, Wien, 1892.
— —, Über die chemische Beschaffenheit des Milchsaftes der Euphorbia-Arten nebst Bemerkungen über den Zusammenhang zwischen der chemischen Zusammensetzung und der systematischen Stellung der Pflanzen; Sitzungsb. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturw. Klasse, 122. Bd., 1912, Abt. 1, S. 1.
Will, Eine Mycoderma-Art und deren Einfluß auf Bier; Zentralbl. f. Bakteriologie, 6. Bd., 1900, Nr. 17.
Wille, N., Über die Zellkerne und die Poren der Wände bei den Phycochromaceen; Ber. der Deutschen Botan. Gesellschaft, 1. Bd., 1883, S. 243.
— —, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der physiologischen Gewebesysteme bei einigen Florideen. Nova Acta der K. Scop.-Carol. Deutschen Akad. der Naturforscher, Halle, 52. Bd., Nr. 2, 1887.
Wilson, On protoplasmic structure in the eggs of echinoderms and some other animals; Journal of Morph. Suppl. to Vol. 15, 1899.
—, Edmund, B., The Cell, 2. Aufl., 1900, The Macmillan Company, London.
Windhaus, Sterine in Abderhalden, Biochemisches Handlexikon, 3. Bd., 1911, S. 268.
Winkler, Hans, Untersuchungen über Pfropfbastarde, 1. Teil, Jena, 1912.
— —, Weitere Mitteilungen über Pfropfbastarde; Zeitschrift f. Botanik, 1909, S. 315.
— —, Solanum tubingense, ein echter Pfropfbastard zwischen Tomate und Nachtschatten; Ber. der Deutschen Botan. Gesellschaft, 26. Bd., 1908, S. 595.
— —, Untersuchung über die Stärkebildung in den verschiedenartigen Chromatophoren; Pringsheims Jahrb., Bd. 32, 1898, S. 525.
Winterstein, Hans, Handbuch der vergleichenden Physiologie; Jena, Fischer, 1. Bd., Physiologie der Körpersäfte, Physiologie der Atmung.
Wittlin, Über die Bildung der Kalziumoxalat-Taschen; Botan. Zentralbl., 65. Bd., 1896, S. 33.
Wisselingh, van, Über das Kerngerüst; Botan. Zeitung, 57. Jahrg., II. Abt., 1899, S. 155.
Wolk, van der, Physiological Researches concerning the Latex Problem; Publ. sur la Physiologie Végétale II, Nymwegen 1914, S. 1 (Referat Zeitschrift f. Botanik, 1915, S. 43).
Woronin, Über Sclerotinia cinerea und Sclerotinia frutigena; Mémoires de l'Académie imperiale des sciences de St. Petersbourg, Classe physico mathématique. Vol. X, Nr. 5, 1900, (vorgelegt 1899).
Wulff, Plasmodesmenstudien; (Archiv f. Botanik) Arkiv för Botanik, 5. Bd., Nr. 2, 1905, S. 1.

Yamanouchi, The life history of Cutleria; The Botanical Gazette, 54. Bd., 1912, S. 441.
Zacharias, E., Über Sekretbehälter mit verkorkten Membranen; Botan. Zeitung, 1879, S. 616.
— —, Über den Zellkern; Botan. Zeitung, 40. Jahrg., 1882, S. 611.
— —, Über den Nukleolus; Botan. Zeitung, 43. Jahrg., 1885, S. 257.
— —, Referat über Schwarz (1887); Botan. Zeitung, 1887, S. 576.
— —, Beiträge zur Kenntnis des Zellkerns und der Sexualzellen; Botan. Zeitung, 45. Jahrg., 1887a, S 281.
— —, Über die Zellen der Zyanophyzeen; Botan. Zeitung, 1890, Nr. 1, S. 1.
— —, Über Chromatophilie; Ber. der Deutschen Botan. Gesellschaft, 11. Bd., 1893, S. 188.
— —, Über die chemische Beschaffenheit von Zytoplasma und Zellkern; Ber. der Deutschen Botan. Gesellschaft, 11. Bd., 1893, a. S. 293.
— —, Über das Verhalten des Zellkerns in wachsenden Zellen; Flora, Ergänzungsband 1895, S. 211.
— —, Über einige mikrochemische Untersuchungsmethoden; Ber. der Deutschen Botan. Gesellschaft, 14. Bd., 1896, S. 270.
— —, Über Nachweis und Vorkommen von Nuclein; Ber. der Deutschen Botan. Gesellschaft, 16. Bd., 1898, S. 185.
— —, Über die Zyanophyzeen; Sonder-Abzug aus dem 16. Bd. der „Abhandlungen aus dem Gebiete der Naturwissenschaften", Hamburg, Friedrichsen & Co., 1900.
— —, Über die Zyanophyzeen; Jahrb. der hamburgischen Wissenschaftlichen Anstalten, 21. Bd., 1903, Hamburg, Lucas Gräfe & Sillem, 1904.
— —, Beiträge zur Kenntnis der Sexualzellen; Ber. der Deutschen Botan. Gesellschaft, 19. Bd., 1901, S. 377.
— —, Die chemische Beschaffenheit von Protoplasma und Zellkern; Progressus rei botanicae, 3. Bd., 1910, S. 67.
Zaleski, Studien über die Leber; Zeitschrift f. physiolog. Chemie, 10. Bd., 1886, S. 453.
Zellner, Zur Chemie der höheren Pilze; V. Mitteilung, Über den Maisbrand; Sitzungsb. der math. naturwissenschaftl. Klasse der K. Akad. der Wissenschaften in Wien, 119. Bd., Abt. IIb, Jahrg. 1910, S. 441.
Ziegenspeck, Die chemische Zusammensetzung der Raphiden von Scilla maritima; Ber. der Deutschen Botan. Gesellschaft, 1914, S. 630.
Ziegler, H. E., und Breslau, E., Zoologisches Wörterbuch; Jena, Fischer, 1912.
Zieglwaller, Über Fixierung und Färbung des Glykogens; Zeitschrift f. Mikroskopie, 1911, S. 152.
Zimmermann, A., Die Morphologie und Physiologie der Pflanzenzelle, Breslau, 1887.
— —, Die botanische Mikrotechnik; Tübingen, 1892.
— —, Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Pflanzenzelle; Tübingen, 1. Bd., 1893, 2. Bd., 1. Heft, 1893a.
— —, Sammel-Referate aus dem Gesamtgebiete der Zellenlehre; Beihefte zum Botan. Zentralbl., 3. Jahrg., 1893b, S. 206.
— —, Über das tinktionelle Verhalten der Zellkernkristalloide; Zeitschrift f. wissenschaftl. Mikroskopie, 10. Bd., 1893c, S. 211.
— —, Sammel-Referate aus dem Gesamtgebiet der Zellenlehre; Beihefte zum Botanischen Zentralbl., 4. Jahrg., 1894, S. 81.
— —, Die Morphologie und Physiologie des pflanzlichen Zellkerns; Jena, 1896.
— —, Der Manihot-Kautschuk; Jena, Gustav Fischer, 1913.
Ziveri, Über die Natur der lipoiden Abbaustoffe des Zentralnervensystems in einigen pathologischen Zuständen; Fol. Neuro-Biologica, 6. Bd., 1912, S. 719, mit 1 Taf.
Zollikofer, Über die Wirkung der Schwerkraft auf Plasmaviskosität; Beiträge zur allgemeinen Botanik, 1. Bd., 4. Heft, 1918, S. 449.
Zopf, Über die Gerbstoff- und Anthocyan-Behälter der Fumariaceen und einiger anderen Pflanzen; Bibliotheca botanica, Cassel, 2. Heft, 1886.
—, Die Pilze; In Schenk, Handb. der Botanik, 4. Bd., 1890, S. 271.
—, Zur physiologischen Bedeutung der Fumariaceen-Behälter; Ber. der Deutschen Botan. Gesellschaft, 1891, S. 107.
—, Beiträge zur Physiologie und Morphologie niederer Organismen; Leipzig, 1892.
Zsigmondy, Kolloidchemie, Leipzig, 1912.
Zuelzer, Margarete, Beiträge zur Kenntnis von Difflugia urceolata Carter.; Archiv f. Protistenkunde, 4. Bd., 1904, S. 240.

Dr. Arthur Meyer

o. ö. Prof. d. Botanik u. Direktor d. botan. Gartens a. d. Univers. Marburg.

Erstes mikroskopisches Praktikum. Eine Einführung in den Gebrauch des Mikroskopes und in die Anatomie der höheren Pflanzen. Zum Gebrauch in den botanischen Laboratorien und zum Selbstunterrichte. Für Botaniker, Zoologen, Studierende des höheren Lehramtes, Pharmazeuten und Chemiker. Dritte, vervollständigte Auflage. Mit 110 Abbildungen im Text. (V, 255 S. gr. 8°.) 1915. Preis: 6 Mark 50 Pf., geb. 9 Mark.

Das Buch soll Anfänger in die Methoden der mikroskopischen Beobachtung einführen. Als Objekt der mikroskopischen Arbeiten wird der anatomische Bau der höheren Pflanzen benutzt. Das Buch belehrt deshalb den Anfänger zugleich über die Anatomie der Pflanzen, welche auf Grundlage der neuesten Forschung vorgetragen wird. Durch seine genauen Anleitungen für die Arbeiten und die allgemeinen Erläuterungen auf dem Gebiete der Anatomie ist das Praktikum nicht nur als Leitfaden in den wissenschaftlichen Instituten, sondern auch zum Selbstunterricht brauchbar und wird allen denen, welche eine Erziehung zur pflichtgetreuen Arbeit als ein wichtiges Ziel eines jeden Unterrichts betrachten, willkommen sein. Die neue Auflage ist sorgfältig durchgesehen und durch eine Anzahl besonders kenntlich gemachter Kapitel, welche nur von denen bearbeitet werden sollen, die sich später noch weiter mit Botanik beschäftigen wollen und ferner durch einige Abschnitte, welche in die Mikrotom- und in die Färbetechnik einführen wollen, vermehrt worden.

Süddeutsche Apotheker-Zeitung 1915, Nr. 24: Voraussetzung für den Gebrauch des Buches ist allerdings einiges Vertrautsein mit den Grundlehren der allgemeinen Botanik. Von den 46 Kapiteln, welche das Werk umfaßt, beschäftigen sich die ersten vier mit der Beschreibung des Mikroskops, sowie der Technik des Mikroskopierens. Dann werden in den nachfolgenden Kapiteln einzelne Zellen, wie Pollenkörner, Stärkekörner und hierauf die Zellmembrane und Zellkomplexe besprochen. Besondere Abschnitte sind dem Bau der Achse der monokotylen und der dikotylen Pflanzen, den Leitbündeln, dem Dickenwachstum der Wurzeln und Achsen, der Bildung des Kambiums, dem Periderm, den Laubblättern, den Haargebilden, der Blütenanlage, der Samenknospe und dem Vegetationspunkte gewidmet. Auf das Wiedergeben des Gesehenen mit Bleistiftzeichnung mit der Hand legt der Verfasser mit Recht besonderen Wert, namentlich für den Anfänger, und bespricht demgemäß die Zeichenapparate erst später. Neu bearbeitet ist der Abschnitt über das Mikrotom und die Färbetechnik.

Die Darstellung der einzelnen Abschnitte ist klar und deutlich, so daß sich das Werk auch zum Selbststudium, beziehungsweise zur Weiterbildung eignet.

Praktikum der botanischen Bakterienkunde. Einführung in die Methoden der botanischen Untersuchung und Bestimmung der Bakterienspezies. Zum Gebrauche in den botanischen Laboratorien und zum Selbstunterrichte. Für Botaniker, Chemiker, Pharmazeuten, Studierende des höheren Lehramtes, Zoologen. Mit einer farbigen Tafel und 31 Abbildungen im Text. (VII und 157 S.) 1913. Preis: 4 Mark 50 Pf., geb. 7 Mark.

Inhalt: 1. Über Sterilisation. 2. Die Nährböden für Bakterien und Pilze. 3. Allgemeines über den Einfluß der Temperatur auf die Keimung der Sporen, das Wachstum des Myzel und der Oidien, sowie auf die Sporenbildung der Pilze und Bakterien. Anleitung zur Festlegung der Kardinalpunkte der Temperatur für diese Lebenserscheinungen und zur Benutzung der Kardinalpunkte bei der Kultur der Bakterien und der Bestimmung der Bakterienspezies. 4. Der Brutschrank oder der Thermostat. 5. Die Agarstrichkultur, die Platinöse und Platinnadel. 6. Die Gelatinestichkultur. 7. Das Mikroskop und seine Nebenapparate. 8. Der kleine (aufsetzbare) bewegliche Objekttisch. 9. Zeichenapparat, Zeichenklotz und Objektivmikrometer. 10. Reinzüchtung der auf Möhren vorkommenden Bakterien und die Trennungsmethoden. 11. Über Bacillus asterosporus. 12. Allgemeines über das Glykogen. 13. Allgemeines über das Volutin. 14. Über Bacillus tumescenz, die Sporenkeimung und den Fettnachweis. 15. Säure- und Alkalibildung in den Bakterienkulturen. 16. Die Gasbildung in Bakterienkulturen. 17. Färbung fixierter Bakterien. 18. Die Geißelfärbung. 19. Die Tötungszeit für die Sporen. 20. Bestimmung einer Bakterienspezies. 21. Die anaeroben Bakterien. 22. Die mikrochemischen Reagentien. 23. Allgemeine Literatur und Bezugsquellen. — Tafelerklärung. Register.

Verlag von Gustav Fischer in Jena

Die angegebenen Preise erhöhen sich durch folgende Zuschläge:
1. Teuerungszuschlag des Verlags
für die bis Ende 1916 erschienenen Werke . . . . . z. Zt. 100%
für die 1917 und 1918 erschienenen Werke . . . . . z. Zt. 50%
für die seit 1919 erschienenen Werke . . . . . z. Zt. 25%
2. Teuerungszuschlag der liefernden Buchhandlung.

Die Preise für gebundene Bücher sind wegen der Verteuerung der Buchbinderarbeiten bis auf weiteres unverbindlich.

Dr. Arthur Meyer

o. ö. Prof. d. Botanik u. Direktor d. botan. Gartens a. d. Univers. Marburg.

Die Zelle der Bakterien. **Vergleichende und kritische Zusammenfassung unseres Wissens über die Bakterienzelle.** Für Botaniker, Zoologen und Bakteriologen. Mit 1 chromolithographischen Tafel und 34 Abbildungen im Text. (VI, 285 S. gr. 8°.) 1912. Preis: 12 Mark, geb. 16 Mark.

Inhalt: I. Vorrede. — II. Die Umgrenzung der Eubakterien und die zu den Eubakterien zu rechnenden Gattungen. — III. Die Stellung der Eubakterien im Organismenreiche. — IV. Die Zelle der Bakterien. 1. Die Größe der Bakterienzelle. 2. Allgemeines über den Bau der Bakterienzelle. 3. Der Zellkern. Historisches. Eigene Beobachtungen. 4. Das Zytoplasma. 5. Die Plasmodesmen. Allgemeines. Die Plasmodesmen der Bakterien 6. Die Geißeln. Allgemeines. Die Geißeln der Bakterien. 7. Die Membran der Zellfäden, Oidien und Sporangien. Morphologie und Biologie der Membran. Die Chemie der Membran der Bakterien. 8. Die Zellsaftvakuole mit der sie umschließenden Vakuolenwand und andere Vakuolen. 9. Allgemeines über die organischen Reservestoffe. 10. Die Reservestoffkohlehydrate der Bakterien. Das Glykogen und das Iogen. Mikrochemie der Kohlehydrate. Vorkommen des Glykogens und Iogens bei den Bakterien. 11. Die Fette. Die Reservefette der höheren Pflanzen und der Pilze. Das Fett der Bakterien in chemischer Beziehung. Eigenschaften der Fettropfen der Bakterien. 12. Das Reserveeiweiß im weitesten Sinne, besonders das Volutin. 13. Die Schwefeleinschlüsse. 14. Der im Zytoplasma liegende Farbstoff der Purpurbakterien. Die Farbe der Bakterien. Das spektroskopische Verhalten der Farbstoffe der Purpurbakterien. Beziehungen zwischen dem Farbstoffe und der Reizbewegung der Purpurbakterien. Ist der Farbstoff der Purpurbakterien ein Chromophyll? — Literatur. Beschreibung der Tafeln.

Biologisches Centralblatt, 32. Band. 1912: Es gibt verhältnismäßig wenig Werke über die Bakterien, die von ganz durchgebildeten Fachleuten, nämlich Botanikern, verfaßt sind. Schon deshalb ist jedes solches Lehr- oder Handbuch doppelt zu begrüßen. Der Verf. hat nun dieses Gebiet seit Jahren mit seinen Schülern behandelt und bietet in dem Buch außerordentlich viel auf eigener Forschung Beruhendes. Zugleich aber gibt er, entsprechend dem Titel, auch eine historische Übersicht über die Entwicklung jeder Frage und über die wesentlichen Anschauungen anderer Forscher, die von den seinen abweichen. Charakteristisch für seine Darstellung ist, daß er diese und auch seine eigenen früheren Mitteilungen in allem Wesentlichen wörtlich abdruckt. So ist zwar kein angenehm zu lesendes Lehrbuch, aber ein sehr übersichtliches, tief in die Materie einführendes Handbuch zustande gekommen. Auf Grund dieser genauen Zitate kann der Verf. dann auch sehr verschieden seinen eigenen Standpunkt gegenüber seinen wissenschaftlichen Gegnern betonen, ohne der Objektivität Abbruch zu tun. Das Buch ist für jeden, der sich selbst mit bakteriologischen Untersuchungen befaßt, unentbehrlich, und bietet auch den Forschern auf verwandten Gebieten eine ebenso zuverlässige wie anregende Orientierung. Werner Rosenthal (Göttingen.)

Centralblatt für Bakt., II. Abt., Bd. 37, Nr. 4/6. Die erste größere Arbeit über das so spröde Thema. Mit kritischer Sonde geht der Verf., selbst auf dem Gebiete tätig, daran, die Ansichten zu ordnen, deren Wertigkeit abzuschätzen und scheinbare Gegensätze auszugleichen. . . . Das Werk ist ein Nachschlagebuch, in dem auch die Anschauungen anderer Forscher zum Worte kommen. Matouschek (Wien).

Deutsche medizinische Wochenschrift, Nr. 31. Das klar und anschaulich geschriebene Werk wird zweifellos zur Klärung der vielfach auf diesem Gebiete noch herrschenden Widersprüche in den Anschauungen wesentlich beitragen und kann zu eifrigem Studium warm empfohlen werden.

Die Grundlagen und die Methoden für die mikroskopische Untersuchung von Pflanzenpulvern. Eine Einführung in die wissenschaftlichen Methoden der mikroskopischen Untersuchung von Gewürzen, pflanzlichen Arzneimitteln, Nahrungsmitteln, Futtermitteln, Papieren, Geweben usw. Zum Gebrauche in den Laboratorien der Hochschulen und zum Selbstunterricht. Für Nahrungsmittelchemiker, Apotheker, Techniker usw. Mit 18 Abbildungen im Text und 8 Tafeln. (V, 258 S. gr. 8°.) 1901. Preis: 6 Mark.

Untersuchungen über die Stärkekörner. Wesen und Lebensgeschichte der Stärkekörner der höheren Pflanzen. Mit 99 Abbildungen im Text und 9 Tafeln (nebst Tafelerklärungen). (XVI, 318 S. Lex.-Form.) 1895. Preis: 20 Mark.

Inhalt: 1. Das Stärkekorn und die Diastase in chemischer Beziehung. — 2. Das Stärkekorn in physikalischer Beziehung. — 3. Die Biologie der Stärkekörner. — 4. Biologische Monographien. — 5. Die Stärkekörner als Bestandteile des lebenden Protoplasten. — Literaturverzeichnis.

Verlag von Gustav Fischer in Jena

Dr. Eduard Strasburger

o. ö. Professor der Botanik an der Universität Bonn.

Histologische Beiträge. 7 Hefte. Preis: 64 Mark 50 Pf.

Heft 1: **Über Kern- und Zellteilung im Pflanzenreiche,** nebst einem Anhang über Befruchtung. Mit 3 lithogr. Tafeln. (XVIII, 258 S. 8°.) 1888. Preis: 7 Mark.

Heft 2: **Über das Wachstum vegetabilischer Zellhäute.** Mit 4 lithogr. Tafeln. (XIV, 186 S. 8°.) 1899. Preis: 7 Mark.

Heft 3: **Über den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen.** Mit 17 Abb. im Text u. 5 lithogr. Tafeln. (XXXII, 1000 S. 8°.) 1891. Preis: 24 Mark.

Heft 4: **Über das Verhalten des Pollens und die Befruchtungsvorgänge bei den Gymnospermen.—Schwärmsporen, Gameten, pflanzliche Spermatozoiden und das Wesen der Befruchtung.** Mit 3 lithogr. Tafeln. (X, 158 S. 8°.) 1892. Preis: 7 Mark.

Heft 5: **Über das Saftsteigen. — Über die Wirkungssphäre der Kerne und die Zellgröße.** (VIII, 124 S. 8°.) 1893. Preis: 2 Mark 50 Pf.

Heft 6: **Uber Reduktionsteilung, Spindelbildung, Centrosomen und Cilienbildner im Pflanzenreich.** Mit 4 lithogr. Tafeln. (XX, 224 S. 8°.) 1900. Preis: 10 Mark 50 Pf.

Heft 7: **Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechts, Apogamie, Parthenogenesis und Reduktionsteilung.** Mit 3 lithogr. Tafeln. (XVI, 124 S. 8°.) 1909. Preis: 6 Mark 50 Pf.

Über die Bedeutung phylogenetischer Methoden für die Erforschung lebender Wesen. Rede, gehalten beim Eintritt in die philosoph. Fakultät der Univ. Jena am 2. Aug. 1873. (30 S. 8°.) 1874. Preis: 1 Mark 20 Pf.

Studien über Protoplasma. Mit 2 Tafeln. (Abdruck aus „Jenaische Ztschr. f. Naturw." N. F. Bd. III. 56 S. 8°.) 1876. Preis: 2 Mark 40 Pf.

Wirkung des Lichtes und der Wärme auf Schwärmsporen. (Abdruck aus „Jenaische Ztschr. f. Naturw." N. F. Bd. V. (75 S. 8°.) 1878. Preis: 1 Mark 60 Pf.

Die Angiospermen und die Gymnospermen. Mit 22 Tafeln. (VIII, 173 S. 8°.) 1879. Preis: 25 Mark.

Zellbildung und Zellteilung. Dritte, völlig umgearb. Aufl. Mit 14 Tafeln und einem Holzschnitt. (XII, 392 S. 8°.) 1880. Preis: 15 Mark.

Über den Bau und das Wachstum der Zellhäute. Mit 8 Tafeln. (XV, 264 S. 8°.) 1882. Preis: 10 Mark.

Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen, als Grundlage für eine Theorie der Zeugung. Mit 2 lithogr. Tafeln. (XI, 176 S. 8°.) 1884. Preis: 5 Mark.

Das Protoplasma und die Reizbarkeit. Rede, gehalten zum Antritt des Rektorates der Rhein. Friedrich Wilhelm-Universität in Bonn am 18. Oktober 1891. (38 S. 8°.) Preis: 1 Mark.

Anlage des Embryosackes und Prothalliumbildung bei der Eibe, nebst anschliefsenden Erörterungen. (Abdruck aus der „Festschrift zum 70. Geburtstage von Ernst Haeckel". Mit 2 Tafeln. (16 S. gr. Fol.) 1904. Preis: 4 Mark.

Die stofflichen Grundlagen der Vererbung im organischen Reich. Versuch einer gemeinverständlichen Darstellung. (VIII, 68 S. 8°.) 1905. Preis: 2 Mark.

Streifzüge an der Riviera. Dritte, gänzlich umgearbeitete Auflage. Illustr. von Louise Reusch. Mit 85 farbigen Abb. im Text. (XXVI, 582 S. 8°) 1913. Preis: elegant broschiert 10 Mark, in Leinen gebunden 15 Mark.

Verlag von Gustav Fischer in Jena

2.Am.132.
Morphologische und physiologisc1920
Countway Library BDR9343
3 2044 045 479 565

2.Am.132.
Morphologische und physiologisc1920
Countway Library BDR9343
3 2044 045 479 565